

INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX



COMITÉ DE RÉDACTION

J. D. CARTHY, P. H. CHRISTENSEN, A. C. COLE,
K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ, C. JUCCI,
A. RAIGNIER, D. STEINBERG, T. UCHIDA

Volume IV - Octobre 1957 - Numéro 4

MASSON & Cie ÉDITEURS - PARIS

PUBLICATION PÉRIODIQUE TRIMESTRIELLE.

INSECTES SOCIAUX

Revue consacrée à l'étude de la Morphologie, de la Systématique et de la Biologie des Insectes sociaux.

Publiée sous les auspices de

L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

COMITÉ DE RÉDACTION

- J. D. CATHY, Department of Zoology, Queen Mary College, Mile end Road, London E1 (England).
- P. H. CHRISTENSEN, Universitetets Institut for almindelig Zoologi, Universitetsparken 3, Copenhagen, Denmark.
- A. C. COLE, Department of Zoology and Entomology University of Tennessee, Knoxville, Tennessee (U. S. A.).
- K. GÖSSWALD, Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg, Röntgenring 10, Würzburg, Deutschland.
- P.-P. GRASSÉ, Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 105, boulevard Raspail, Paris-VI^e, France.
- C. JUCCI, Istituto di Zoologia « L. Spallanzani », Pavia, Italia.
- A. RAINIER, 11, rue des Récollets, Louvain, Belgique.
- D. STEINBERG, Zoological Institute, Academy of Sciences of the U. S. S. R., Leningrad 164, U. S. S. R.
- T. UCHIDA, Zoological Institut Faculty of Sciences, Hokkaido University Sapporo, Japan.

PRIX DE L'ABONNEMENT POUR 1957

France et Union Française : **3 000 frs.**

Étranger { Dollars U. S. A. : **9,25.**
 { Francs Belges : **460.**

Également payable au cours officiel
dans les autres monnaies.

Prix spécial pour les membres de l'Union internationale pour l'étude des Insectes sociaux.

France et Union Française : **2 000 frs.**

Étranger { Dollars : **5,75.**
 { Francs Belges : **286.**

Règlement : a) Chèque sur Paris d'une banque officielle.
b) Virement par banque sur compte étranger.
c) Mandat International.

ADMINISTRATION

MASSON et C^{ie}, Éditeurs

120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI^e

o o

SECRÉTAIRE

M. G. RICHARD

105, Boulevard Raspail, PARIS-VI^e

MÉMOIRES ORIGINAUX

LA REINE D'APIS MELLIFICA, LES OUVRIÈRES PONDEUSES ET LES CONSTRUCTIONS CIRIÈRES

par

Roger DARCHEN

(Laboratoire de Recherches apicoles, Bures-sur-Yvette, Seine-et-Oise.)

RÉAUMUR, dans son ouvrage *Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes*, tome V, désireux de connaître le rôle de la reine dans les constructions des Abeilles, en arrive aux conclusions ci-dessous : les Abeilles sans reine, même en grand nombre, ne construisent pas, à moins de posséder quelques cellules royales operculées. Dans ce cas, les constructions sont faibles.

1. — La reine d'Apis mellifica et les constructions cirières.

I. — Dans des petits nuclei vitrés sur deux faces dont les dimensions sont les suivantes : $19 \times 17 \times 6$ cm pour les petites populations, $46 \times 18 \times 9$ cm pour les grandes, j'ai introduit diverses quantités d'abeilles seules ou en présence de reines fécondes, vierges ou mortes. Les jeunes abeilles étaient sorties d'un cadre de couvain en éclosion dans une étuve à 30° . Les insectes étaient nourris avec un sirop de sucre et de miel au moyen d'abreuvoirs.

Les résultats, résumés dans le tableau I, nous indiquent : 1^o une augmentation du nombre d'abeilles nécessaire pour obtenir des constructions depuis la reine féconde jusqu'à la reine morte en passant par la reine vierge ; 2^o une absence de construction avec des abeilles orphelines. D'autre part, j'ai pu noter la construction des premières alvéoles avec des abeilles âgées de *six jours* ; 3^o l'existence d'un « nombre inférieur limite » d'abeilles au-dessous duquel disparaît la fonction constructive.

J'ai obtenu les mêmes résultats lorsque les cagettes étaient ouvertes et installées sur une terrasse en plein air.

II. — Une reine, séparée de ses compagnes au moyen de deux fins grillages situés à 1 cm l'un de l'autre dans une même cagette, n'est plus capable d'induire une construction.

III. — Une reine vivante insérée au milieu d'une paroi établie entre deux cagettes accolées (expériences du type BUTLER) provoque l'apparition des constructions du côté de la tête et absolument rien du côté du thorax et de l'abdomen.

CONSTRUCTIONS OBTENUES DANS DES CAGETTES
INTRODUITES DANS UNE ÉTUVE A 30°.

<i>Nombre d'abeilles.</i>	<i>Sans reine.</i>	<i>Reine morte.</i>	<i>Reine vierge.</i>	<i>Reine féconde.</i>
0 à 25	Néant.	Néant.	Néant.	Néant.
26 à 50	Néant.	Néant.	Néant.	Néant.
51 à 75	Néant.	Néant.	Construction.	Construction.
76 à 100	Néant.	Néant.	Construction.	
101 à 200	Néant.	Néant.		Construction.
201 à 300	Néant.	Construction.	Construction.	
301 à 400	Néant.	Construction.		Construction.
401 à 500	Néant.			
501 à 600	Néant.			
601 à 700	Néant.			
701 à 800	Néant.			
801 à 900	Néant.			Construction et ponte.
901 à 1 000	Néant.			

IV. — Cependant, à l'intérieur de petites ruches, capables de contenir trois cadres Dadant et un nourrisseur de même taille, j'obtiens de belles bâtisses en l'absence de couvain et de cellule royale. Il faut alors une très forte population comprenant environ 10 000 insectes, un nourrissage abondant en sirop de sucre (un litre et demi tous les jours). Il paraît donc exister ici :

1° Une relation entre l'amassage (*hoarding*) de sirop et les construc-

tions puisque les abeilles sont loin de consommer tout le sirop qu'elles mettent en réserve.

2^o. Une relation entre le volume du contenant, la population et les constructions. Dans ce dernier cas, il sera peut-être possible d'obtenir des bâtisses de cire avec des populations plus faibles, en réduisant la capacité de la ruche par des partitions.

Quelle est la signification de ces résultats ?

Je pense que : 1^o la *présence de la reine* induit la formation de grappes cirières indispensables à l'édification de tout rayon, en favorisant peut-être une interattraction entre les éléments constructeurs ; 2^o au sein des grappes populeuses d'abeilles *orphelines*, fortement nourries, une régulation intervient par un déclenchement possible d'une interattraction stable et durable parmi les insectes (cf. LECOMTE).

Quel est le mode d'action de la reine ? On doit évoquer, sans conteste, l'intervention d'une substance sécrétée par la reine et distribuée aux ouvrières, puisque, dans les expériences précédentes, la reine, isolée par deux grillages, était toujours visible et pouvait être perçue au moins par l'olfaction des cirières. Je veux enfin indiquer le parallélisme entre ces résultats et ceux de PAIN sur l'action réductrice de l'ectohormone de la reine sur les ovaires des ouvrières.

2. — Les ouvrières pondeuses et les constructions cirières.

Je me suis proposé ensuite de rechercher si les *ouvrières pondeuses* d'*Apis mellifica* pouvaient posséder un rôle semblable à celui des reines dans le phénomène social de la construction.

A cet effet, j'ai introduit 5 000 sujets (environ 500 g) dans un nucleus de quatre cadres Dadant ainsi répartis : un cadre réservoir à sirop de sucre (rempli constamment), un cadre de cire construite sans couvain, une baguette horizontale au sommet de la ruche, l'autre cadre de cire construite sans couvain. Cette ruche se trouvait en plein air et les abeilles pouvaient entrer et sortir à leur guise.

Le tableau ci-dessous résume les résultats de cette expérience.

Surface construite chaque jour sur la baguette par un essaim de 5 000 abeilles.									
Nombre de jours d'expérience.	1 à 13	15	16	17	18-19	20-21	22-23	24	25
Surface construite en centimètres carrés.....	0	11	46	60	124	226	76	32	25

Or le début de la construction coïncide avec l'apparition d'ouvrières pondant plusieurs œufs dans les cellules.

Il semble donc exister une relation entre la présence d'ouvrières pondueuses et la construction, puisque les abeilles introduites dans la ruchette étaient de jeunes abeilles en âge de construire et qu'il a fallu attendre le 14^e jour, cependant, pour observer des bâtisses de cire.

Il suffit d'ailleurs de comparer le comportement de cet essaim de 500 g et d'un autre de 1 500 g pour s'apercevoir que ce sont des stimuli différents qui aboutissent à la même réponse constructrice.

Surface construite chaque jour par un essaim de 15 000 abeilles.																				
Nombre de jours d'expérience	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Surface construite en centimètres carrés.	270		89		126	78	44	28	62	96	12	5	13	5	3	3	3	3	3	3

Avec un essaim de 1500 g, la construction débute immédiatement et décline au cours du temps. En revanche, la population de 500 g ne construit qu'à l'apparition des pondueuses, développe une activité croissante, qui s'affaiblit après avoir atteint un maximum.

Nous ne savons trop comment expliquer le rôle du nombre qui peut suppléer à l'absence des gonades femelles et induire la construction. Peut-être l'ectohormone royale excitatrice existe-t-elle au début à un taux global suffisant ; mais elle s'épuise très vite dès que la population vieillit.

En résumé, il semble bien acquis que, pour construire des cellules, *une faible quantité* d'abeilles exige les gonades femelles fonctionnelles d'une reine féconde, vierge ou morte, ou, à défaut, d'ouvrières pondueuses.

Résumé.

Une cinquantaine d'abeilles, âgées de six jours, peut construire des alvéoles de cire en présence d'une reine vierge ou d'une reine féconde, ce nombre minimum s'élève à 200 avec une reine morte. En revanche, il faut atteindre une quantité importante d'insectes (10 000 environ) pour obtenir des étirages de rayon sans reine. Cependant, la présence d'ouvrières pondueuses permet la construction des édifices de cire avec 5 000 abeilles. On fait appel à une substance sécrétée par les reines ou bien les ouvrières pondueuses pour expliquer certains de ces phénomènes. Est-elle semblable à celle signalée par PAIN ? Le parallélisme de nos résultats me porte à le croire.

Summary.

50 Bees, 6 years old, build combs in presence of mated or virgin queens; 200 insects can also construct in presence of a dead one. In return, 10,000 *queenless* bees are necessary to assume the same task. But 5,000 laying workers can build combs. A queen substance is called upon to explain some of these phenomena.

Is this and PAIN's ectohormone the same? The parallelism of our conclusions urge me to think so.

Zusammenfassung.

In Anwesenheit einer unbegatteten oder begatteten Königin, zeigen 50 sechstägige Bienen eine deutliche Bautätigkeit. In Anwesenheit einer toten Königin müssen es schon 200 Bienen sein. Ohne Königin fängt erst mit 10 000 Bienen die Bautätigkeit an. Mit eierlegenden Arbeiterinnen genügen doch 5 000 Bienen. Die Erklärung dieser Tatsache wird in das Vorhandensein einer Substanz gesucht, welche durch die Königin oder durch eierlegenden Arbeiterinnen abgesondert wird. Man vermutet daß diese Substanz dieselbe ist als diejenige die durch PAIN gefunden wurde.

BIBLIOGRAPHIE.

1950. LECOMTE (J.). — Sur le déterminisme de la formation de la grappe chez les Abeilles (*Z. f. vergl. Physiol.*, **32**, 499-506).
1952. LINDAUER (M.). — Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat (*Z. f. vergl. Physiol.*, **34**, 299-345).
1952. MEYER (W.), ULRICH (W.). — Zur Analyse der Bauinstinkte unserer Honigbiene. Untersuchungen über die « Kleinbauarbeiten » (*Naturwissenschaften*, **39**, 264).
1954. PAIN (J.). — La « substance de fécondité » dans le développement des ovaires des ouvrières d'Abeilles (*Apis mellifica*). Critique des travaux de Müssbichler (*Insectes sociaux*, **1**, 1, 59-70).
1740. RÉAUMUR. — Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes (*Mémoires*, **5**).
1925. ROSCH (G. A.). — Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat (*Z. f. vergl. Physiol.*, **2**, 571-631). — 1927. Ueber die Bautätigkeit im Bienenvolk und das Alter der Baubienen. I. (*Z. f. vergl. Physiol.*, **6**, 264-298). — 1930. Untersuchungen über die Arbeitsteilung in Bienenstaat. II. (*Z. f. vergl. Physiol.*, **12**, 1-17).
-

UEBER DIE PHAENOKOPIERUNG EINER ERBLICH BEDINGTEN MISSBILDUNG DER HONIGBIENE (*APIS MELLIFICA* L.)

von

W. FYG

(Bienenabteilung der Eidg. milchwirtschaftlichen Versuchsanstalt Liebefeld-Bern.)

Im Jahrgang 1946 der Schweizerischen Bienenzeitung (Bd. 69 NF., S. 124/28) haben H. SCHNEIDER und A. BRÜGGER eine erblich bedingte Missbildung der Honigbiene beschrieben, welche sich bei den Arbeiterinnen und Drohnen im Puppen- und Imagoalstadium in einer sehr charakteristischen, aber unterschiedlich starken Verkrüppelung der Fühler, Mundgliedmassen und Beine manifestiert. In typischen Fällen (Abb. 1a) sind die Antennen sichtlich verkürzt und distal sichelförmig eingebogen, die Mundgliedmassen teilweise oder ganz nach vorn oben umgeschlagen und die mehr oder weniger deformierten Beine nicht normal gestreckt, sondern auf der Ventralseite des Brustabschnittes zusammengedrängt. Das dritte Beinpaar ist oft am stärksten mißbildet; die Schenkel und Schienen sind kopfwärts umgeklappt, so daß die metatarsalen Fersbürsten regelwidrig nach außen gerichtet statt dem Körper zugewendet sind. Solche Krüppelbienen können natürlich weder Nahrung aufnehmen, noch richtig gehen oder fliegen; vielfach sind sie auch gar nicht imstande, selbständig aus den Wabenzellen zu schlüpfen.

Diese seltsame Anomalie wurde erstmals im Mai 1945 auf einen Bie-

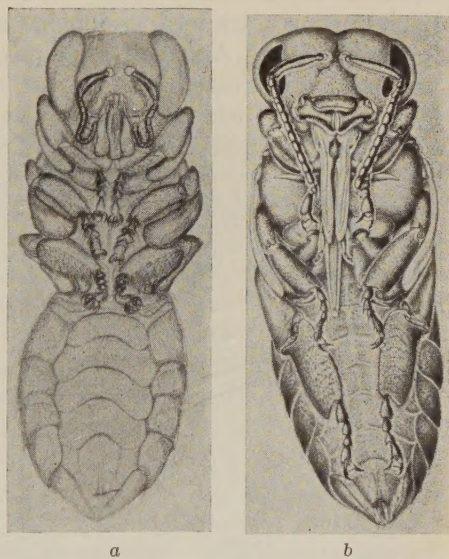


ABB. 1 a. — Erbbedingte Mißbildung der Honigbiene.

Verkrüppelte Arbeiterpuppe Ventralansicht (aus H. Schneider und A. Brügger, 1946).

ABB. 1 b. — Aeltere, normale Arbeiterpuppe.

Ventralansicht (Originalzeichnung des Verfassers).

nenstand in Jens (Kt. Bern) bei den Nachkommen einer im Vorjahre geborenen, äußerlich gut entwickelten Zuchtkönigin festgestellt. Sie erzeugte in einem Beobachtungsvolk neben normaler Brut rund 27 % verkrüppelte Bienen, welche sich als lebensunfähig erwiesen; entweder starben sie bereits als Puppen ab oder sie gingen schon kurze Zeit nach dem Ausschlüpfen zugrunde. Bis zur Metamorphose entwickelte sich die Brut stets richtig; erst im Puppenstadium, d. h. unmittelbar nach der Verwandlung, trat die Entwicklungsstörung auf. Bei den Drohnen war sie eher noch häufiger als bei den Arbeitsbienen. Um die Vererbungsfrage abzuklären, wurden im Juni 1945 in einer Zucht 26 Tochterköniginnen erzogen und auf verschiedenen Bienenständen absichtlich mit Drohnen anderer Abstammung gepaart. Von 16 kontrollierten Tochterköniginnen, die alle normal entwickelt waren, lieferten 11 (= 69 %) wiederum typische Krüppelbienen und zwar einzelne prozentual ungefähr gleich viel wie die Mutterkönigin, andere dagegen bedeutend weniger. In einem Fall konnten verkrüppelte Bienen auch noch in der 3. Generation beobachtet werden. Nach der Auffassung von SCHNEIDER und BRÜGGER handelte es sich somit nicht um eine zufällige, exogen bedingte Entwicklungsstörung, sondern vielmehr um eine erbliche Anomalie. Leider fehlen genauere Angaben über den Erbgang. Die nämliche Mißbildung wurde in der Folgezeit auch auf andern Bienenständen gefunden; wir haben es also nicht mit einem vereinzelt Vorkommnis zu tun.

Was die formale Genese anbetrifft, so sind die beiden Autoren der Ansicht, daß die sonderbare Verkrüppelung als Folge einer abnormen Lageänderung der Beine im Puppenstadium zustande kommt. Die Deformierung der Kopf- und Brustanhänge soll bei den Krüppelbienen rein mechanisch durch einen von hinten nach vorn wirkenden Schub verursacht werden. Experimentelle Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung der Honigbiene, welche ich in den letzten drei Jahren durchführte, haben nun aber ergeben, daß die von SCHNEIDER und BRÜGGER beschriebene Verkrüppelung in Wirklichkeit auf eine Häutungsstörung und zwar auf einen anormalen Verlauf der letzten Larven- oder sogenannten Puppenhäutung zurückzuführen ist. *Im weitern hat sich gezeigt, daß diese erblich bedingte Mißbildung jederzeit vollkommen identisch phänotypisch reproduziert werden kann*, wenn man genetisch normal veranlagte, verpuppungsreife Arbeiter- oder Drohnenlarven nach der Beendigung des Spinnens als junge Streckmaden (Vorpuppen) aus den Wabenzellen und damit aus ihrem Kokon nimmt und sie im Brutschrank bei einer Temperatur von 35° C und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 50—60 % in Glasschalen ohne Gespinst aufzieht.

Man hat bis vor kurzem ganz allgemein angenommen, daß der Kokon lediglich zum Schutze der weichhäutigen Bienenpuppe diene. Dem ist aber nicht so. Meine Versuche ergaben nämlich in Übereinstimmung mit früheren Befunden von VELICH (1930), daß bei der Arbeitsbiene und Drohne der normale Verlauf der letzten Larvenhäutung und der Puppenentwicklung nicht nur von der Tätigkeit der endokrinen Organe (LUKO-

SCHUS, 1955 a), sondern u. a. auch vom Vorhandensein eines Larvenspinstes, also vom Kokon abhängig ist. Ohne dieses Larvenspinst



Abb. 2. — Verwandlung der Larve in die Puppe.

a, Arbeiterstreckmade; b, Uebergangsstadium; c, Arbeiterpuppe (Phot. Dr. F. Leuenberger).

(oder eine Unterlage von gleichwertiger Oberflächenbeschaffenheit) tritt die Puppenhäutung entweder gar nicht ein oder sie verläuft regulär, so daß ausschließlich verkrüppelte und lebensunfähige Bienen entstehen. Wie bereits VELICH festgestellt hat, benötigt die Honigbiene für die ungestörte Metamorphose (Abb. 2) keinen vollständigen Kokon; es genügt, wenn die verpuppungsbereite Streckmade (Abb. 2 a) auf einer gleichmäßigen Gespinstschicht liegt. Man kann sich davon leicht überzeugen, wenn man spinnreife oder spinnde Larven vorsichtig aus ihren Wabenzellen nimmt und sie in flachen Glasschalen im Thermostat bei der optimalen Temperatur von 35° C und 50—60 % relativer Luftfeuchtigkeit aufzieht. Die Larven überziehen in diesem Falle den gläsernen Schalenboden in etwa 24 Stunden mit einem Gespinst (Abb. 3),



Abb. 3. — Gespinst einer normalen Arbeiterlarve.
Stark vergrößert (Mikrophot. H. Kollmann).

Die Larven überziehen in diesem Falle den gläsernen Schalenboden in etwa 24 Stunden mit einem Gespinst (Abb. 3),

welches als dünnes, mattglänzendes Häutchen fest am Glase haftet. Nach Abschluß der Spinntätigkeit und erfolgter Darmentleerung strecken sich die Larven aus und werden zu ruhenden Streckmaden. Bei allen Streckmaden, die auf dem Gespinst liegen, beginnt die Puppenhäutung zur richtigen Zeit und nimmt ihren natürlichen Verlauf. Aus solchen Larven entstehen auch im Brutschrank stets normale Puppen (Abb. 1 *b*) und gut entwickelte, lebensfähige Bienen.

Einen ganz andern Entwicklungsverlauf zeigen dagegen Arbeiter- und Drohnenlarven, die man erst nach der Beendigung des Spinnens als junge Streckmaden aus ihrem Kokon nimmt und im Thermostat bei gleicher Temperatur und Luftfeuchtigkeit in Glasschalen ohne Gespinst aufzieht. Als erstes Anzeichen der bevorstehenden Puppenhäutung findet bei diesen Streckmaden ebenfalls noch eine Abscheidung von Exuvialflüssigkeit unter der Cuticula statt; ja sie erfolgt oft so reichlich, daß der größte Teil des Körpers bald einmal von einem durchsichtigen Flüssigkeitssack umhüllt ist. Dann bleibt aber in der Regel die Entwicklung bei mehr als der Hälfte der Versuchstiere auf diesem Stadium stehen.

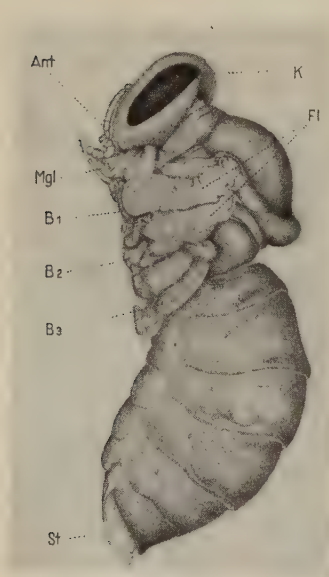


ABB. 4. — Verkrüppelte Arbeiterpuppe.

Seitenansicht : Ant, Antenne ; K, Fazettenauge ; Mgl, prognathe Mundgliedmassen ; B₁₋₃, Beine ; Fl, Flügel ; St, Stachelapparat (Originalzeichnung d. V.).

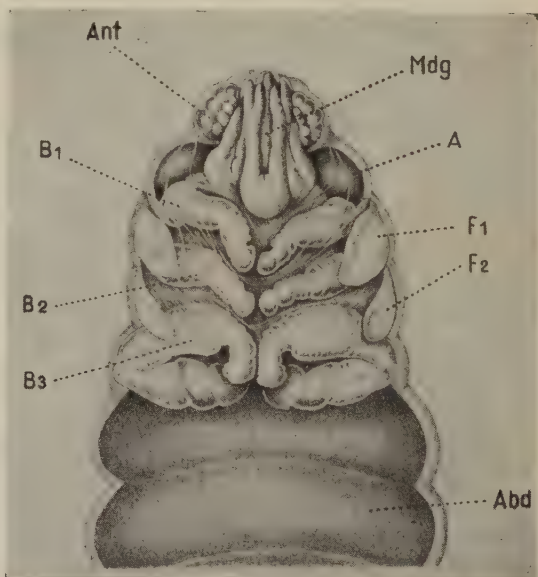


ABB. 5. — Normale Arbeiterstreckmade kurz vor der Verpuppung (Originalzeichnung d. V.).

Ventralansicht : Ant, Antenne ; A, Fazettenauge ; Mdg, prognathe Mundgliedmassen ; B₁₋₃, erstes, zweites und drittes Beinpaar ; F₁, F₂, Vorder- und Hinterflügel ; Abd, Abdomen.

Die Larvenexuvie wird nicht abgestossen. Nach wenigen Tagen werden die Streckmaden schlaff, verfärben sich und gehen zugrunde. In wechselnder Zahl gibt es fast stets auch Streckmaden, bei denen die Entwick-

lung trotz der ausbleibenden Puppenhäutung unter der intakten Larvenexuvie noch einen Schritt weitergeht, bevor sie absterben. Das zeigt sich äußerlich sowohl in einer deutlichen Absetzung des Kopf- und Brustabschnittes vom Hinterleib als auch vor allem darin, daß sich die Fazettenaugen schon auf diesem Stadium vorzeitig anfärben und zwar in einem intensiven rot- bis braunvioletten Farbton, wie er normalerweise erst bei 3 und 4 Tage alten Puppen beobachtet wird.

Bei den restlichen Streckmaden beginnt die Puppenhäutung am Vorderende normal, kommt dann aber früher oder später plötzlich zum Stillstand. Die Larvenexuvie, die noch den größten Teil des Puppenkörpers umhüllt, bleibt auf der Ventralseite an den Antennen und prognathen Mundgliedmassen hängen und wird nicht weiter abgestreift (Abb. 4). Diese Häutungsstörung hat zur Folge, daß die Kopf- und Thoraxanhänge in ihrer präpupalen Lage (Abb. 5) festgehalten und an der normalen Streckung verhindert werden. Die meisten Tiere entwickeln sich trotzdem bis zur Imago weiter. Die Puppen färben sich arttypisch aus und nach 6—7 Tagen beginnen sie sich zu bewegen. Die immer lebhafter werdenden Bewegungen der Gliedmassen und des Abdomens führen schließlich dazu, daß die nicht abgestossene Larvenexuvie zerrissen wird und den Körper freigibt. Fast gleichzeitig erfolgt die Imaginalhäutung. Aus solchen Puppen gehen aber keine normalen, sondern ausnahmslos lebensunfähige Bienen hervor, bei denen die Fühler, Mundgliedmassen, Flügel und Beine in charakteristischer Weise mehr oder weniger deformiert sind.

Der jeweilige Grad der Verkrüppelung hängt im wesentlichen davon ab, in welchem Zeitpunkt die Puppenhäutung zum Stillstand gekommen ist. Besonders stark verkrüppelte Bienen entstehen nach meinen Beobachtungen immer dann, wenn die Larvenexuvie nur so weit abgestreift wird, daß lediglich die Stirn- und Scheitelpartie des Kopfes und der Rückenschild freiliegen

(Abb. 4). In solchen Fällen sind bei den Puppen und Imagines (Abb. 6) die Antennen auffallend verkürzt und sichelförmig gebogen; oft ist der distale Teil der Fühlergeißeln kolbig verdickt. Die über den Clypeus nach vorn-oben umgeschlagenen Mundgliedmassen sind meistens so de-

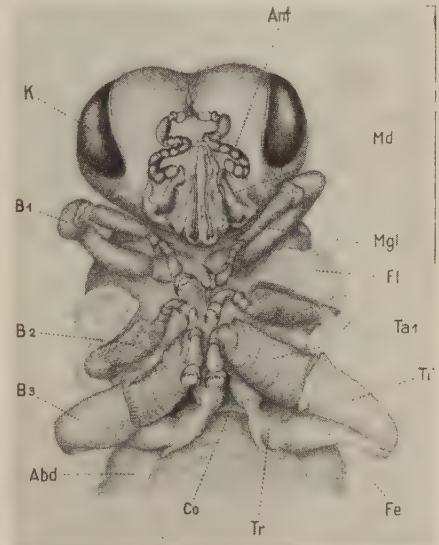


ABB. 6. — Stark verkrüppelte Arbeitsbiene.

Kurz nach der Imaginalhäutung, Ventralansicht: Ant, Antenne; K, Fazettenauge; Md, Mandibel; Mgl, Mundgliedmassen; B₁₋₃, Beine; Fl, Flügel; Co, Coxa; Tr, Trochanter; Fe, Femur; Ti, Tibia; Ta₁, metatarsale Fersenbürste; Abd, Abdomen (Originalzeichnung d. V.).

formiert und unbeweglich, daß eine Nahrungsaufnahme unmöglich ist. Die drei unterschiedlich stark verkrüppelten und nicht gestreckten Beinpaare bedecken nur die Ventralseite des Thorax. Das dritte Beinpaar ist in der Regel kopfwärts umgeklappt und besonders hochgradig mißbildet; die Fersenbürsten sind nach aussen statt nach innen gerichtet.

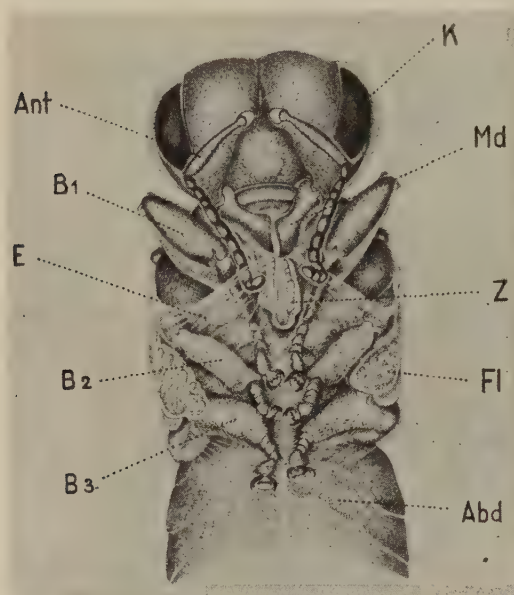


ABB. 7. — Schwächer verkrüppelte Arbeiterpuppe (Originalzeichnung d. V.).

Ventralansicht : Ant, Antenne ; K, Fazettenauge ; Md, Mandibel ; Z, Zunge ; B₁₋₃, Beine ; Fl, Flügel ; Abd, Abdomen ; E, Larvenexuvie.

verschiedenalterige Streckmaden in größerer Zahl, so bekommt man alle Uebergänge von schwer- bis leichtverkrüppelten Bienen.

Diese experimentellen Befunde zeigen zunächst, daß das Larvengespinnt (Kokon) auf die verpuppungsbereite Streckmade offenbar einen Reiz ausübt, welcher für die Auslösung und den normalen Verlauf der Puppenhäutung nötig ist. Als Rezeptoren dienen vermutlich bestimmte larvale Hautsinnesorgane, die kürzlich von LUKOSCHUS (1955 b) beschrieben worden sind. Es handelt sich dabei um typische Tasthaare, welche in kleinern und grössern Gruppen auf der Dorsal- und Dorsolateralseite der thorakalen und abdominalen Segmente angeordnet sind. Der vom Larvengespinnt ausgehende Reiz löst bei der verpuppungsreifen Larve möglicherweise nur die Häutungsbewegungen aus. Es ist aber auch denkbar, daß der Berührungsreiz als auslösender Impuls über das Nervensystem irgendwie auf die endokrinen Organe wirkt. Ob diese Vermutungen richtig sind, muß allerdings erst noch abgeklärt werden.

Vergleichen wir die Entwicklungsstörungen, welche nach einer Elimination des Larvengespinstes bei der Arbeitsbiene und Drohne auftreten mit den erbbedingten Mißbildungen, wie sie von SCHNEIDER und BRUGGER

tet. Die Entwicklung der Flügel bleibt fast stets auf einem pupalen Stadium stehen. Solche Krüppelbienen können natürlich weder fliegen, noch normal gehen; sie vermögen sich nur mühsam kriechend oder hüpfend zu bewegen. Wird die Larvenexuvie während der Puppenhäutung weiter nach hinten abgestreift, so entstehen weniger stark verkrüppelte Bienen, bei welchen nur noch die distalen Enden der Antennen und Mundgliedmassen, sowie das zweite und dritte Beinpaar mißbildet sind (Abb. 7). In den leichtesten Fällen beschränkt sich die Verkrüppelung häufig auf die Zungenspitze und die Tarsalglieder des letzten Beinpaares. Benützt man für die Versuche nicht gleich-, sondern ver-

(1946) beschrieben wurden, so ergibt sich, daß beide Anomalien gestaltlich identisch sind. Das trifft nicht nur für das Manifestationsmuster (HADORN, 1955), sondern auch für die formale Genese zu, denn hier wie dort lassen sich die bis in alle Einzelheiten übereinstimmenden Verkrüppelungen auf eine Häutungsstörung und zwar auf einen gleichartigen, abnormen Verlauf der letzten Larven- oder Puppenhäutung zurückführen; die Ausbildung der charakteristischen Merkmale erfolgt in der nämlichen Weise. Aber auch hinsichtlich der sensiblen Phase dürfte kaum ein Unterschied bestehen, da die Entwicklungsstörungen in beiden Fällen im gleichen Zeitpunkt der Metamorphose manifest werden. Während SCHNEIDER und BRÜGGER bei der erblich bedingten Mißbildung unter den weiblichen Nachkommen der Mutterkönigin nur 27 % deformierte Tiere feststellten, erhielt ich in zahlreichen Versuchsserien 40—65 % typisch verkrüppelte Bienen. Die abnormen Entwicklungsvorgänge und die resultierenden Verkrüppelungen stimmen jedenfalls in allen wesentlichen Punkten so weitgehend überein, daß man bei meinen Experimenten von einer mutationsgetreuen Phänotkopierung sprechen kann. Daß im vorliegenden Fall die Ausschaltung des Larvengespinstes (Kokon) genügt, um die Phänotkopie zu erzielen, scheint mir recht beachtenswert. Beruht die von SCHNEIDER und BRÜGGER beschriebene Mißbildung etwa auf einer erblich bedingten Störung des Spinnens? Die gleiche Frage stellt sich übrigens auch bei einer andern Entwicklungsanomalie der Honigbiene, nämlich bei der sogenannten „Addled brood“ (ANDERSON, 1924; TARR, 1937), für die kennzeichnend ist, dass die Arbeiter- und Drohnenbrut infolge eines letalwirkenden Erbfaktors im Streckmaden- und frühen Puppenstadium abstirbt. Hier treten nach meinen Beobachtungen ganz analoge Häutungsstörungen und Krüppel auf (Abb. 8). Es wäre sicherlich lohnend, beide Anomalien in dieser Richtung genauer zu erforschen. Dabei müßte man allerdings berücksichtigen, daß die Spinnfähigkeit der Bienenlarve sehr wahrscheinlich von zahlreichen äußern und innern Faktoren abhängig ist und scheinbar gleichartige Häutungsfehler auf verschiedenen Ursachen beruhen können.

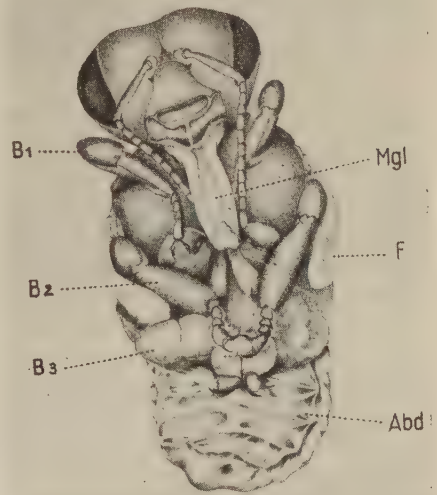


ABB. 8. — Addled brood Krüppelpuppe (Originalzeichnung d. V.).
Ventralansicht.

Résumé.

On connaît chez l'abeille domestique une difformité d'origine héréditaire qui se manifeste à l'état de puppe et au stade imaginal par une déformation très caractéristique des antennes, des pièces buccales et des pattes. Il résulte d'essais expérimentaux que :

1. Cette déformation est due à une perturbation de la mue.
2. Cette difformité héréditaire peut être exactement phénocopiée, en enlevant des alvéoles du rayon, après le filage, des larves d'abeilles génétiquement normales et en les élevant sans cocon à l'étuve à une température de 35° C et à un degré d'humidité de 50-60 %. Il suffit d'éliminer le cocon pour déclencher une phénocopie.

Summary.

An abnormality of the honeybee is known which depends on hereditary factors and manifests itself in a very characteristic deformation of the antennae, mouthparts and legs during the pupal and imaginal stages. Experimental investigations have shown :

1. that this deformation is due to a disturbance of moulting ;
2. that the hereditary abnormality can be reproduced in a phenocopy which is perfectly identical, if larvae of a normal genetic disposition are taken out of the combs after spinning and brought up without cocoons in the thermostat, at a temperature of 35° C and a humidity of the air of 50-60 per cent. Elimination of the cocoon is sufficient to induce the phenocopy.

LITERATURVERZEICHNIS.

1924. ANDERSON (J.). — Addled brood (*Scottish Beekeeper*, **1**, 126-128).
 1955. HADORN (E.). — Letalfaktoren in ihrer Bedeutung für Erbpathologie und Genphysiologie der Entwicklung (Georg Thieme Verlag, Stuttgart).
 1955 a. LUKOSCHUS (F.). — Untersuchungen zur Metamorphose der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) (*Insectes sociaux*, **2**, 147-162). — 1955 b. Ueber Hautsinnesorgane der Bienenlarve (*Z. f. Bienenforschung*, **3**, 85-87).
 1946. SCHNEIDER (H.), BRÜGGER (A.). — Ueber eine vererbare Mißbildung der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) (*Schweizerische Bienenzeitung*, NF **69**, 124-128).
 1937. TARR (H. L. A.). — Addled brood of bees (*Ann. appl. Biol.*, **24**, 269-376).
 1930. VELICH (A. V.). — Entwicklungsmechanische Studien an Bienenlarven (*Z. wiss. Zool.*, **136**, 210-22).
-

UNTERSUCHUNGEN ZUR KASTENDETERMINATION IN DER GATTUNG *FORMICA*

5. DER EINFLUSS DER TEMPERATUR AUF DIE EIABLAGE UND GESCHLECHTSBESTIMMUNG

von

Karl GÖSSWALD und Karlheinz BIER

(Aus dem Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg.
Vorstand: Prof. Dr. K. Gößwald.)

Einleitung.

Mit dem Problem der Kastendetermination im weiblichen Geschlecht ist das der Aufzucht von Männchen eng verbunden. Die Entstehung von Männchen ist nur im Zusammenhang mit der Erzeugung weiblicher Geschlechtstiere sinnvoll, während zur Zeit der Arbeiterinnenaufzucht ein Heranwachsen von Männchen zwecklos wäre, es sei denn, die ♂♂ verblieben längere Zeit im Staatsverbande, was aber bei den *Formica*-Arten und vielen anderen Ameisen nicht der Fall ist.

Eine Abweichung von der DZIERZON'schen Regel, wonach aus unbefruchteten Eiern ♂♂, aus befruchteten ♀♀ oder ♂♂ entstehen, ist in der Gattung *Formica* selten beobachtet worden. Die Frage nach der Regelung der Geschlechtsbestimmung ist somit eine Frage nach der *Beeinflussung der Befruchtung der abgelegten Eier*.

Bei der Honigbiene ist (gefülltes Receptaculum vorausgesetzt) die Differenz in der Wabenzellgröße entscheidend für den Uebergang von Befruchtung zu Nichtbefruchtung und umgekehrt (GONTARSKI, 1935). Ebenfalls von Außenbedingungen abhängig ist der Vorgang der Eibefruchtung bei gewissen parasitischen Hymenopteren, die z. B. kleine Wirtstiere mit unbefruchteten, große mit befruchteten Eiern belegen (FLANDERS, 1956).

Mit Ausnahme der Treiberameisen (SCHNEIRLA, 1948; RAIGNIER u. v. BOVEN, 1955) ist bei den Formiciden wenig bekannt über die Regulation des Geschlechtsverhältnisses. SCHNEIRLA stellte aus Freilandbeobachtungen für die mittelamerikanischen Treiberameisen fest, daß die verminderte Luftfeuchtigkeit während der Trockenzeit ein entscheidender Faktor ist für das Zustandekommen von Geschlechtstierbruten mit einem großen Anteil von ♂♂. Bei den im Gleichmaß afrikanischen Tropenklimas lebenden *Anomma*-Arten erklärt sich nach RAIGNIER und v. BOVEN das Auftreten von ♂♂ in sehr einfacher Weise: noch vor Ende einer jeden Legeperiode, in der mehr als eine Million Eier erzeugt werden können, erschöpft sich der Samenvorrat der Königin. Dadurch bleibt immer ein Teil der Eier unbefruchtet, aus denen sich Männchen entwickeln. Von diesen werden die *Anomma*-Königinnen erneut begattet.

WASMANN (1923), EIDMANN (1943) und KUSNEZOV (1949) beobachteten bei verschiedenen Myrmicinen — und Camponitinenarten des gemäßigten Klimas, daß die Geflügelten einer Aufzucht nur aus einem Geschlecht bestanden. Auch die hier untersuchte *polygyne* Form der Waldameisen zieht in der Mehrzahl der Fälle *eingeschlechtliche Bruten von Sexualtieren* auf (GÖßWALD, 1951 a u. b). Dies macht es wahrscheinlich, daß Außenbedingungen die Vielzahl der in einem Nest vorhandenen Königinnen

veranlassen, entweder nur befruchtete oder unbefruchtete Eier zu legen. Im Normalfall bringen die kleineren und schattig gelegenen Nester Männchen, die volksstarken und sonnig gelegenen Nester Weibchenbruten hervor. In den selteneren Fällen gemischter Aufzuchten entstehen zuerst Männchen, dann Weibchen (GÖßWALD, 1951 *b*, 1957, *a*, *b*).

Die Waldameisen bauen im Frühjahr im winterkalten Nest einen eigenen Wärmehaushalt auf (STEINER, 1925; RAIGNIER, 1947, GÖßWALD, 1951). Dies läßt sich unter bestimmten Bedingungen auch im Formicar zeigen (GÖßWALD u. BIER, 1954 *b*). Die Höhe der Nesttemperatur und ihre Konstanz hängt wesentlich von der Volksstärke sowie von der Nestlage ab. Es darf deshalb angenommen werden, daß ein *Zusammenhang zwischen Nesttemperatur und Geschlechtsbestimmung* besteht.

Diese Ueberlegung war der Anlaß, durch Eiablage in bestimmter, konstanter Temperatur und Aufzucht der Brut den Einfluß der Wärme auf die Befruchtung und damit auf das Geschlechtsverhältnis zu prüfen. Eine kurze Mitteilung über die Ergebnisse der ersten Versuchsserie im Frühjahr 1954 ist bereits erschienen (GÖßWALD und BIER, 1955).

MATERIAL UND METHODEN

Die Königinnen wurden entweder aus dem winterkalten Nest der Kleinen Roten Waldameise *Formica rufopratensis* Gößw. (Gramschatzer Wald bei Würzburg) ausgegraben oder zu einem späteren Zeitpunkt aus dem Freiland gleicher Herkunft eingebracht. Je 15 - 20 ♀♀ wurden in einer flachen Glasschale mit Gipsboden im Brückenthermostaten bei konstanter Temperatur gehalten. Die Königinnen jeder Versuchsserie stammten jeweils aus einem Nest. Den ♀♀ wurden Arbeiterinnen aus dem gleichen Nest in 3—5facher Anzahl zur Pflege beigegeben.

Die Aufzuchtbedingungen mußten möglichst so gestaltet werden, daß Geschlechtstiere entstehen, damit die Männchen, deren Entwicklung zum Geschlechtstier genotypisch festgelegt ist, nicht etwa durch die Ammen eliminiert werden. Da sich bei der Waldameise im gleichen Raum neben der Königin nur Arbeiterinnen entwickeln (GÖßWALD und BIER, 1953 *a* u. *b*) wurden die Eier täglich entnommen und weisellosen *Formica rufa pratensis*-♀♀ als Ammen zugegeben. Diese weisellosen Gruppen befanden sich in einem Warmraum (25° C) in Formicaren des bei GÖßWALD und BIER beschriebenen Typs.

Mit der Möglichkeit, daß Eier bald nach der Eiablage oder später gefressen werden, muß gerechnet werden. Im weiteren Verlauf der Brutpflege, besonders bei der Aufzucht von Geschlechtstieren, findet im Formicar eine fortlaufende Reduzierung der sich entwickelnden Brut statt. Besonders im Nymphen- und Puppenstadium sind bei Geschlechtstierbruten die Verluste sehr hoch. Es ist bereits als Erfolg zu werten, daß unter Laboratoriumsbedingungen überhaupt Geschlechtstiere zur Reife kamen.

Die Geschlechtstierlarven besitzen nach bisherigen Untersuchungen keine auffälligen äußerlichen Geschlechtsmerkmale, erst an der Puppe ist das Geschlecht zu erkennen. Durch histologische Untersuchung der Gonaden kann aber das Geschlecht der Larven sicher ermittelt werden. An herangewachsenen Geschlechtstierlarven (Spinnmaden und Nymphen) kann auch durch Präparation der Keimdrüsen das Geschlecht festgestellt

werden. Vorherige Fixierung in Carl'schem Gemisch und Aufhellung der Larven in Methylbenzoat erleichtert die Untersuchung wesentlich. Die zahlreichen, wurstförmigen Hodenfollikel sind auf dieser Entwicklungsstufe beträchtlich größer als die kleinen, paarigen, zwiebel förmigen Anlagen der weiblichen Gonaden, in denen man unter dem Mikroskop die bereits angelegten Ovariolen erkennen kann.

BEGINN UND VERLAUF DER EIABLAGE NACH DER WINTERRUHE.

Im Freiland setzt nach dem Erwachen aus der Winterstarre im zeitigen Frühjahr eine Sonnungsperiode ein, bei der sich nicht nur die Arbeiterinnen sondern auch die Königinnen auf der Nestoberfläche den warmen Sonnenstrahlen aussetzen. Von diesem Zeitpunkt an erhalten die aktivierten ♀♀ auch im Inneren der Nestkuppel eine erhöhte Temperatur aufrecht. Dies deutet darauf hin, daß die Auslösung der Eiablage nach der Winterruhe an eine beträchtliche Temperaturerhöhung gebunden ist. Innerhalb der jeweils aus einem Nest stammenden Versuchsserien läßt sich die *Abhängigkeit des Beginns der Eiablage von der Höhe der Temperatur* klar erkennen (Tab. 1). Ein Vergleich der Versuchsserien von 1955 und 1956 (die ersten 3 Versuchsserien von 1954 haben hinsichtlich dieser Frage eine zu geringe Königinnenanzahl, und zwar 1 statt 15 bis 20 ♀♀ je Temperaturstufe, in Tab. 1 sind die Mittelwerte dieser Serien aufgeführt) zeigt jedoch, daß jedes Nest durch alle Temperaturstufen hindurch eine spezifische Inkubationszeit hat. Zunächst fällt auf, daß in der Versuchsserie T₁/55, die erst im *späten* Frühjahr angesetzt wurde,

TABELLE 1. — BEGINN DER EIABLAGE NACH DER WINTERRUHE IN TAGEN.
Striche bedeuten, daß in den entsprechenden Temperaturstufen während des Versuchszeitraums (45—60 Tage) keine Eier abgelegt wurden.

Prot. Nr. Versuchs- beginn.		11°		15,5°		19,5°		23,5°		28,5° C	
T ₁ /54	7.3.54	—		19		12		8		2,5 Tage	
		6° 7°		12,5° 13,5°		17° 17,5°		19° 20° C			
T ₁ /55	25. 4. 55	— —		— 11		5 5		4 4		Tage	
		21,5° 22,5°		24,5° 25,5°		28° 29°		33,5° 35° C			
T ₁ /55	25. 4. 55	3 3		3 2		2 2		2 —		— Tage	
		13°		15,8°		17,8°		20,5°		23,8° 26,3° C	
T ₁ /56	26. 1. 56	—		12		8		5		4 3 Tage	
T ₂ /56	3. 3. 56	47		25		20		12		9 6 Tage	
T ₃ /56	10. 3. 56	35		16		6		8		3 3 Tage	

die Eiablage in allen Temperaturstufen *am raschesten* einsetzt. Obwohl das Freilandnest zur Zeit der Entnahme der ♀♀ noch einen wenig aktivierten Eindruck machte und keine Brut enthielt, ist es wahrscheinlich, daß in dieser Jahreszeit bereits Sonnungen stattgefunden hatten und daß deshalb die benötigte Wärmesumme zur endgültigen Auslösung der Eiablage stark verringert war.

Eine solche Erklärung scheidet für den unterschiedlichen Beginn der Eiproduktion in den nur mit 7 Tagen Abstand aus dem gleichen Biotop eingebrachten Serien T_2 und $T_3/56$ weitgehend aus. Die nach der Winterstarre abgelegten sog. Wintereier gehen aus Oocyten hervor, die bereits im vorhergehenden Herbst bis zu einem gewissen Grad herangewachsen sind (BIER, 1954 a). Schon vor der Eiablage fielen die Königinnen der Serie $T_2/56$ dadurch auf, daß ihre *Gaster schmaler* waren als es zu dieser Jahreszeit gewöhnlich der Fall ist. Die Eiablage setzt in T_2 in allen Temperaturstufen später ein als in T_3 . Auch die Legeleistung ist in den *ersten* Versuchswochen wesentlich *geringer* als in T_3 (Tab. 2). Im Verlauf von 9 Wochen erreichen die Königinnen der Serie $T_2/56$ jedoch die Produktivität des Parallelversuchs. Ihre gesamte Leistungsfähigkeit steht somit unter gleichen Ernährungsbedingungen derjenigen der ♀♀ der Serie $T_3/56$ nicht nach. Das langsamere Anlaufen der Eiproduktion in $T_2/56$ dürfte mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit auf vor dem Versuchsbeginn liegende Faktoren zurückzuführen sein. Das ausgegrabene Nest der Serie $T_2/56$ war rel. klein, das Nest der Serie $T_3/56$ dagegen sehr groß. Eine schlechtere Ernährungslage der ♀♀ in $T_2/56$ vor der Winterruhe ist die naheliegendste Erklärung für die beobachteten Unterschiede.

TABELLE 2.

Anzahl der in den Versuchsserien T_2 u. $T_3/56$ je Woche abgelegten Eier.
Alle Temperaturstufen zusammengefaßt und auf ein ♀ umgerechnet.

VERSUCHSWOCHЕ.	$T_2/56$	$T_3/56$
1.	0,3	6,4
2.	2,8	23,0
3.	4,7	15,1
1.—3.	7,8	44,5
4.	2,6	5,2
5.	2,9	5,6
6.	4,2	7,5
4.—6.	9,7	18,3
7.	3,8	6,1
8.	5,8	5,0
9.	5,7	3,8
7.—9.	15,3	14,9

Nach dem Einsetzen der Eiablage ist die fortlaufende Eiproduktion in den einzelnen Temperaturstufen nicht gleich. In den *höheren Temperaturstufen* erfolgt die *Eiablage schneller* und *erschöpft sich eher*, in den *niedrigeren Temperaturstufen* ist sie *langsamer* und *länger anhaltend*. Jedoch gibt es ebenso wie bei den solitären Insekten einen Temperaturbereich *maximaler Eiproduktion*. Er liegt für die *Wintereier zwischen 17-21° C* (vergl. Tab. 3). In allen Temperaturstufen läßt die Eiablage schließlich nach und erlischt, vor allem in den höheren Temperaturstufen, nach einiger Zeit gänzlich. Dies ist in der hier angewandten Versuchsanordnung begründet. Die Zahl der ♀♀, die die ♀♀ pflegen (3—5 ♀♀ je ♀) ist außerordentlich niedrig und entspricht nicht den natürlichen Verhältnissen. Das im Ueberschuß gebotene Futter kann offensichtlich nur auf dem Wege über eine große Anzahl ♀♀ durch die Königin verwertet werden. Es zeigt sich hier ebenso wie bei der Kastendetermination (GÖSSWALD u. BIER, 1954 a, b) und der Regulation der Arbeiterinnenfertilität (BIER, 1954 b), daß die Arbeiterinnen nicht nur als Futterzubringer, sondern auch als Futterveredler wirken. Eine anhaltende Eiproduktion ist den Königinnen nur möglich, wenn ihnen eine entsprechend hohe Anzahl von Pflagerinnen zur Verfügung steht.

TABELLE 3.

Anzahl der je ♀ in den verschiedenen Temperaturstufen abgelegten Eier, für 2 Wochen zusammengefaßt (Versuchsserie T₃/56).

VERSUCHSWOCHEN.	13,0°	15,8°	17,8°	20,5°	23,8°	26,3° C
1. + 2.	—	—	31	31	69	42
3. + 4.	—	26	40	39	16	—
5. + 6.	18	17	24	14	7	—
7. + 8.	23	11	12	21	—	—
9. + 10.	14	10	4	6	—	—
11. + 12.	11	9	—	—	—	—
13. + 14.	8	4	—	—	—	—
Insgesamt :	74	77	111	111	92	42

Ablage der Sommer Eier.

Die durch die Sonnung eingeleitete Aktivitätsperiode dauert im Waldameisenstaat bis in den späten Herbst an. Bis zum Monat Oktober ist in der Regel in den polygynen Nestern ständig Brut vorhanden. In voller Eiablage befindliche Königinnen verhalten sich anders als die unmittelbar nach der Winterruhe aktivierten, wenn sie mit einer geringen Anzahl von Arbeiterinnen in bestimmte Temperaturstufen gebracht werden. Die Eiablage läuft während des Sommers in allen untersuchten

Temperaturstufen bis zu einer Höchstgrenze von 30° C weiter. Die *maximale Eiausbeute der Sommereier* ist gegenüber der Ablage der Wintererier *in den kälteren Bereich verschoben*, jedoch zeigt sich bei 22,4° C noch ein zweiter Gipfel (Tab. 4). Die Erzeugung von Sommereiern

TABELLE 4.

Anzahl der je ♀ in den verschiedenen Temperaturstufen abgelegten Sommereier, für je 2 Wochen zusammengefaßt (Versuchsserie S₂/56).

VERSUCHSWOCH.	7,8°	10°	12,8°	13,7°	17,2°	19°	22,4°	25,2°	29,3°	33,4° C
1. + 2.	15	22	33	79	47	42	68	41	43	—
3. + 4.	2	5	—	—	—	—	4	—	—	—
5. + 6.	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
Insgesamt :	17	29	33	79	47	42	72	41	43	—

läßt in allen Temperaturstufen schneller nach als die Ablage der Wintererier. Da die Sommereier aus der fortlaufend aufgenommenen Nahrung gebildet werden, wirkt sich hier die auf zu geringe Arbeiterinnenanzahl zurückzuführende Unterernährung schneller aus als beim Heranwachsen der zumindest teilweise aus körpereigenen Reserven gebildeten Winteriern. Die höhere Eiablage in tieferer Temperatur, gerade in der *fortgeschrittenen Jahreszeit*, entspricht dem Aufenthalt der ♀♀ *während des Sommers in tieferen und kühleren Nestlagen*, während im Frühjahr nach der Sonnung sich die ♀♀ noch höher in der wärmeren Nestschicht aufhalten.

GESCHLECHTSBESTIMMUNG IN DEN VERSCHIEDENEN TEMPERATURSTUFEN.

Die erste Versuchsserie im Frühjahr 1954 erbrachte, obwohl die Anzahl der aufgezogenen Tiere gering war, eine deutliche *Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses durch die Temperatur* (Tab. 5). In den *oberen Temperaturstufen* entstanden neben den erwarteten *Weibchen* ein geringer Anteil *Männchen*. Dies führte zu der Vorstellung, daß nach der Winterruhe die Ovulation bei einer geringeren Wärmesumme anläuft als die Tätigkeit der Spermapumpe. (Wobei es dahingestellt bleibt, ob die Spermaförderung aus dem Receptaculum seminis tatsächlich durch einen Pumpvorgang oder durch Sekrete der Anhangsdrüsen, die die Spermien aktivieren, bewirkt wird.) Durch den Beginn der Eiablage bei noch inaktivem Receptaculum können unmittelbar nach der Winterruhe bei entsprechend *niedriger Temperatur* rein *männlich* bestimmte Gelege erzeugt werden.

Die Versuchsserie T₁/1955, in der die Wintererier zu einem relativ späten Zeitpunkt abgelegt wurden, erbrachte eine Bestätigung der

TABELLE 5.

Geschlecht der aus verschiedenen Temperaturstufen hervorgegangenen Brut.
 Versuchsserie T₁/23 1954.
 Striche bedeuten, daß sich die Brut bzw. das entsprechende Geschlecht aus den
 Temperaturstufen nicht entwickelte.

	15,5°	19,5°	23,5°	28,5°
♀ ♂ oder ♀	47 —	2 —	4 15	4 19

TABELLE 6.

Geschlecht der aus den verschiedenen Temperaturstufen hervorgegangenen Brut.
 Versuchsserie T₁/1955.

	12,5—13,5°	17—17,5°	19—20°	21,5—22,5°	24,5—25,5°	28—29°
♀ ♂ oder ♀	7 —	— 29	9 18	— 23	— 16	— —

TABELLE 7.

Geschlecht der aus den verschiedenen Temperaturstufen hervorgegangenen Brut,
 in 3 zeitlich aufeinander folgende Aufzuchten geteilt. Versuchsserie T₁/1956.

		15,8°	17,8°	20,5°	23,8°	26,3°
1. Aufzucht	♀ ♂ oder ♀	16 —	25 5	— —	26 13	22 5
2. Aufzucht	♀ ♂ oder ♀	13 —	23 2	34 3	— —	1 1
3. Aufzucht	♀ ♂ oder ♀	11 13	— 80	2 130	3 38	1 28

Ergebnisse des Vorjahrs. Allerdings war hier die Erzeugung reiner ♂♂-Bruten auf eine tiefere Temperatur beschränkt und in den höheren Temperaturstufen entwickelten sich keine ♂♂ (Tab. 6). Der Anteil von ♂♂ ist in dieser Versuchsserie sehr gering.

Im Freiland schließt sich der Aufzucht von Geschlechtstieren die Erzeugung von ♀♀ an, bei der sich der Uebergang zur Befruchtung spätestens

vollzogen haben muß. In den Temperaturstufen, in denen ♂♂ und ♀♀ nebeneinander entstehen, müssen nach der oben entwickelten Vorstellung die zuerst abgelegten Eier unbefruchtet sein. Während die Versuchsreihen 1954 und 1955 nach 1 1/2 Monaten eingestellt wurden, wurden die Serien 1956 über mehr als 3 Monate fortgeführt und die Eier in zeitlicher Reihenfolge *getrennt* zur Aufzucht gebracht. In den obersten Temperaturstufen wurden die ersten und nachfolgenden 600 Eier jeweils voneinander getrennt aufgezogen. In den niedrigeren Temperaturstufen, in denen die Eiablage über einen größeren Zeitraum verteilt ist, kann die Entwicklung der früher oder später abgelegten Eier in einer Aufzuchtgruppe nacheinander beobachtet werden. Diese Aufzuchtergebnisse sind in den Tabellen entsprechend den höheren Temperaturstufen aufgeschlüsselt. In Tab. 7, 8 u. 9 sind die Ergebnisse zusammengestellt. Danach werden auch in den hohen Temperaturstufen zuerst unbefruchtete Eier abgelegt, aber der Uebergang zur Befruchtung erfolgt sehr schnell, sodaß der größte Teil der zu Geschlechtstieren prädisponierten Wintereier sich in weiblicher Richtung entwickelt. In den niedrigeren Temperaturstufen erfolgt die Aktivierung des Receptaculum erst spät, sodaß eventuell der gesamte Vorrat an Wintereiern unbefruchtet abgelegt wird und sich demgemäß zu ♂♂ entwickelt. In der Reihenfolge der Aufzuchten gibt sich der Uebergang von Nichtbefruchtung zu Befruchtung allerdings nur als zunehmende Verschiebung des Verhältnisses ♂♂/♀♀ zu Gunsten des weiblichen Geschlechtes zu erkennen. Offensichtlich bestehen auch unter den aus einem Nest stammenden, in eine Temperaturstufe eingebrachten ♀♀ Unterschiede hinsichtlich des Beginns der Eiablage. Weiterhin muß damit gerechnet werden, daß besonders bei der raschen Eiablage in hohen Temperaturstufen ab und zu auch bei aktivierter Spermapumpe ein unbefruchtetes Ei abgelegt wird. FLANDERS (1956) gibt für verschiedene Arten parasitischer Hymenopteren an, daß bei einem Ueberangebot von Wirtstieren und damit verbundener ungewöhnlich rascher Eiablage die Kapazität der Spermapumpe überfordert und ein hoher Prozentsatz unbefruchteter Eier gelegt wird.

Von der für die polygyne Form der Waldameisen ermittelten Regel, daß *aus den zuerst nach der Winterruhe abgelegten Eiern ♂♂ entstehen und bei hoher Temperatur ein früher, bei niedrigerer ein später Uebergang zur Befruchtung erfolgt*, machen die Aufzuchten aus den Eiern, die in der *niedrigsten untersuchten Temperaturstufe* bei 13°C abgelegt wurden, eine *Ausnahme*. In den Aufzuchten T₂/1956 und T₃/1956 (Tab. 8 u. 9) entwickelten sich zunächst nur ♀♀ und ♂♂ und erst später einige ♂♂, denen wiederum weibliche Tiere folgten. (Dadurch unterscheiden sich diese beiden Zuchten auch von der Versuchsserie 1955 (Tab. 6), in der gleichen Temperaturstufe ♂♂ entstanden. Vielleicht ist der Unterschied darauf zurückzuführen, daß die Versuchsserie 1955 zu einem relativ späten Zeitpunkt angesetzt wurde.) Nachdem mit abnehmender Temperatur bis zu 15° Chinab der Anteil der ♂♂ ständig zunimmt, ist die *Entwicklung von Weibchen aus den ersten Eiern in der tiefsten Temperaturstufe*

besonders überraschend. Es bieten sich 2 Erklärungsmöglichkeiten für diesen Sachverhalt :

1. Die Eiablage setzte in $T_3/56$ erst nach 35, in $T_2/56$ sogar erst nach 47 Tagen ein. Es wäre nun denkbar, daß die auf die Aktivierung der Spermapumpe hinzielenden Vorgänge, die bei hoher Temperatur langsamer sind als die zur Eiablage führenden, von der stark erniedrigten Temperatur weniger beeinträchtigt werden als die Eibildung. Die ersten, so stark verzögert abgelegten Eier, würden nach dieser Anschauung bereits befruchtet sein.

2. Bei Eiablage unmittelbar nach der Winterruhe liegt unterhalb von 15°C anstatt arrhenotoker thelytoke Parthenogenese vor.

Mit der ersten Deutung würde übereinstimmen, daß in der zu einem

TABELLE 8.

Geschlecht der aus den verschiedenen Temperaturstufen hervorgegangenen Brut, in 3 zeitlich aufeinanderfolgende Aufzuchten geteilt. Versuchsserie $T_2/1956$.

		13,0°	15,8°	17,8° 20,5° 23,8°	26,3° C
1. Aufzucht	♂ ♀ oder ♂	— —	4 —	Keine Aufzuchtversuche	8 80
2. Aufzucht	♂ ♀ oder ♂	— 16	11 1	Keine Aufzuchtversuche	Keine Aufzuchtversuche
3. Aufzucht	♂ ♀ oder ♂	7 13	— 38	Keine Aufzuchtversuche	Keine Aufzuchtversuche

TABELLE 9.

Wie Tabelle 8, Versuchsserie $T_3/1956$.

		13,0°	15,8°	17,8°	20,5°	23,8°	26,3° C
1. Aufzucht	♂ ♀ oder ♂	— 19	7 —	— 82	— 26	8 2	2 34
2. Aufzucht	♂ ♀ oder ♂	— 63	11 2	— 28	2 31	— 16	— 38
3. Aufzucht	♂ ♀ oder ♂	1 16	2 37	3 16	— 45	2 51	Keine Aufzuchtversuche

relativ späten Zeitpunkt des Jahreszyklus angesetzten Versuchsserie 1955 nur wenige Männchen entstanden, weil das Freilandnest bereits Temperaturen ausgesetzt war, die die Aktivierung des Receptaculum einleiteten, aber zur Eiablage noch nicht ausreichten. Gegen die erste Deutung spricht das Auftreten einiger Männchen in den 13° - Zuchten. Diese Männchen erfordern aber auch nach der zweiten Deutung eine Hilfsannahme: Einen baldigen Uebergang von der Thelytokie zur Arrhenotokie nach dem Einsetzen der Eiproduktion, der noch vor der Aktivierung des Receptaculum stattfindet.

Eine Entscheidung zwischen den beiden erörterten Möglichkeiten könnte auf zytologischem oder auf genetischem Wege (mit Hilfe väterlicher Merkmale) erbracht werden. Es muß auch damit gerechnet werden, daß die beiden gegenübergestellten Möglichkeiten keine Alternativen darstellen, sondern nach dem Prinzip der doppelten Sicherung beide vorhanden sein könnten und je nach der Reaktionslage der Königin, bzw. der Oocyte wirksam werden.

Die in den verschiedenen Temperaturstufen während des Sommers durchgeführten Versuche (vergl. Tab. 4) lieferten nur weibliche Tiere; obwohl die niedrigsten Temperaturstufen noch niedriger lagen als bei der Ablage der Wintereier. Dieses Ergebnis ist so zu verstehen, daß die Tätigkeit der bereits aktivierten Spermapumpe im Sommer durch Kälteeinwirkung im untersuchten Temperaturbereich nicht unterbrochen wird. Mit diesen Laboratoriumsfeststellungen steht im Freien in Uebereinstimmung die kontinuierliche Aufzucht von ♀♀ im Sommer, obwohl sich die Eier legenden ♀♀ zu dieser Jahreszeit in rel. niedriger Temperatur in großer Nesttiefe aufhalten (vgl. S. 340).

Die von FYG (1936) durchgeführten Versuche, bei eitauben Bienenköniginnen durch Kälteschocks unbefruchtete Eier zu erzielen, sind mit den hier dargestellten Experimenten nicht unmittelbar zu vergleichen. In FYG's Versuchen wurde durch 16 stündigen Aufenthalt der Königinnen bei + 2°-0°C vermutlich das Sperma partiell geschädigt, denn die Bienenweisel legen nach dieser Behandlung bei Normaltemperatur ein Gemisch befruchteter und unbefruchteter Eier.

Schlußbetrachtungen.

Das Einsetzen der Eiablage im Frühjahr ist von der Temperatur abhängig. Die Spermapumpe reagiert nicht in gleich ausgeprägter Weise auf die Wärme. Sie bedarf in den Temperaturstufen über 15° C einer größeren Wärmesumme zu ihrer Aktivierung. Dies führt dazu, daß in der Regel die ersten Eier nicht befruchtet sind. Von etwa 21° an überwiegt der Anteil der unbefruchteten Eier und nimmt bis zu 15° absteigend ständig zu, so daß in diesem niedrigen Temperaturbereich der größte Teil der Wintereier, die aus im Herbst vorgebildeten Oocyten und körpereigenen Reserven der Königinnen aufgebaut werden, unbefruchtet

abgelegt wird und männliche Geschlechtstiere liefert. Unterhalb 15° verzögert sich unmittelbar nach der Winterruhe die Eiablage wesentlich. Aus den unterhalb dieser Grenze abgelegten Wintereiern entstehen, vielleicht auf parthenogenetischem Wege, zuerst weibliche Tiere.

Die hier im Versuch konstant gebotene Temperatur, die sich im Freiland aus strahlender Sonnenwärme, Umgebungstemperatur und von den Ameisen selbst regulierter Nesttemperatur zusammensetzt, ist aber nicht der einzige Faktor, der auf den Beginn der Eiablage und damit indirekt auch auf die Geschlechtsbestimmung einwirkt. Die Ernährungslage während der Winterruhe vorangegangenen Aktivitätsperiode spielt für die Ablage und Geschlechtsbestimmung der Wintereier ebenfalls eine Rolle. Der Anteil der ♂♂ nimmt ab, je später die Eiablage im Verlauf des Jahreszyklus einsetzt (vergl. Versuchsserie T₁/1955 mit allen anderen Versuchen). Es darf weiterhin angenommen werden, obwohl speziell auf diese Fragestellung ausgerichtete Versuche noch nicht vorliegen, daß auch die Anzahl der Arbeiterinnen, die nach dem Erwachen aus der Winterstarre die Königinnen pflegen und ernähren, den Zeitpunkt des Uebergangs zur Befruchtung beeinflußt. Die Aufzuchtergebnisse von GÖSSWALD u. BIER (1954 b, Prot.-Nr. KRW 26) legen es nahe, daß bei einem erhöhten ♀/♀♀ - Quotienten (1 : 1750) in den wesentlich größeren Gelegen der Königinnen das Geschlechtsverhältnis das gleiche bleibt, wie in dem vergleichbaren Temperaturstufen der hier dargestellten Versuche. D. h., die absolute Zahl unbefruchteter Eier vergrößert sich gleichsinnig mit der Legeleistung.

Die biologische Bedeutung des bisher ermittelten, in erster Linie von der Nesttemperatur abhängigen Mechanismus der Geschlechtsbestimmung im Frühjahr ist leicht einzusehen: nur volksstarke Nester, die eine hohe Nesttemperatur entwickeln, haben überwiegend weiblich bestimmte Gelege. Solche Staaten dürften auch eine genügend starke „trophische Potenz“ (vergl. GÖSSWALD u. BIER, 1954 a u. b) haben, um aus diesen Gelegen vollwertige ♀♀ zu ziehen. Weniger volksstarke Nester der Kleinen Roten Waldameise mit einem geringer ausgebildeten Wärmehaushalt produzieren ♂♂, deren Entwicklung zum Geschlechtstier genotypisch festgelegt ist. Vielleicht liegt der Vorteil der erneuten Entstehung von weiblichen Tieren in den niedrigsten Temperaturstufen darin, daß sehr schwache Nester, die keine erhöhte Nesttemperatur aufrecht erhalten können, unter Umgehung der Geschlechtstieraufzucht im Frühjahr ihre Volksstärke sogleich durch♀♀ ergänzen können.

Zusammenfassung.

Es wird die Eiablage und die Geschlechtsbestimmung der Gelege von Waldameisenköniginnen der polygynen Kleinen Roten Waldameise (*Formica rufopratensis minor* Gößw.) aus Nestern untersucht. Die Versuche wurden unmittelbar nach der Winterruhe und während der sommerlichen

Aktivitätsperiode in verschiedenen Temperaturstufen durchgeführt.

Die Königinnen beginnen im Frühjahr zwischen 13° und 30° C um so schneller zu legen, je höher die Temperatur ist. Unter 13° und über 30° C setzt die Eiproduktion nach der Winterruhe nicht ein.

Der Beginn der Eiablage hängt außer von der Temperatur noch von einem vor der Winterruhe liegendem Faktor ab. Es handelt sich dabei vermutlich um den Ernährungszustand der ♀♀ in der vorhergegangenen Aktivitätsperiode.

Zwischen 15° und 30° C setzt die Eiablage eher ein als die Befruchtung. Dadurch bleiben die ersten Eier unbefruchtet. Mit sinkender Temperatur nimmt infolgedessen der Anteil von ♂♂-Eiern zu. Bei 15° ist der Anteil unbefruchteter Wintereier am größten.

Unterhalb von 15° verzögert sich die Eiablage nach der Winterruhe besonders stark. Die ersten in dieser niedrigen Temperatur abgelegten Eier entwickeln sich in weiblicher Richtung. Es kann anhand der bisherigen Untersuchungen nicht entschieden werden, ob es sich um befruchtete oder thelytoke Eier handelt.

Die Eiablage während der sommerlichen Aktivitätsperiode wurde bis hinab zu 8° untersucht. Aus den zwischen 8° und 30° C abgelegten Sommeriern entstanden Arbeiterinnen.

Die biologische Bedeutung der Koppelung von Nesttemperatur und Geschlechtsbestimmung während des Frühjahrs wird erörtert.

Résumé.

La présente étude traite de la condition des œufs pondus par les reines de l'espèce polygynique de la petite fourmi forestière rouge (*Formica rufopratensis minor* Gößw.) et de la détermination du sexe de ces œufs, tels qu'ils sont pris des nids. Les expériences furent exécutées immédiatement après l'hibernation et pendant la période d'activité estivale à différentes températures.

Au printemps, les reines commencent à pondre des œufs lorsque les températures sont comprises entre 13° et 30° Celsius, et cela d'autant plus vite que la température est plus élevée. Au-dessous de 13° et au-dessus de 30° C, la production d'œufs n'a pas lieu après l'hibernation.

Le début de la ponte dépend, outre la température, d'une circonstance précédant l'hibernation. Il s'agit probablement de l'état nutritif des reines dans la période précédente d'activité.

Entre 15° et 30° C, la ponte a lieu avant la fécondation. C'est pourquoi les premiers œufs ne sont pas fécondés. Ainsi le nombre d'œufs mâles augmente lorsque la température décroît. A 15°, le nombre d'œufs hiémaux non fécondés est le plus grand.

Au-dessous de 15°, la ponte est considérablement retardée après l'hibernation. Les premiers œufs pondus à cette basse température tendent à devenir des femelles. On ne peut pas conclure avec certitude

des études faites jusqu'ici s'il s'agit d'œufs fécondés ou thélytoques.

La ponte pendant la période d'activité estivale fut étudiée jusqu'à 8°. Les œufs estivaux pondus entre 8° et 30° C ont produit des ouvrières.

L'importance biologique des relations entre la température des nids et la détermination de sexe pendant le printemps est également soulignée.

Summary.

The present study deals with the condition of eggs of forest-ant queens of the polygynous species of the small red forest ant (*Formica rufopratensis minor* Gößw.) and the sex determination of these eggs, as taken from the nests. The experiments were made immediately after hibernation and during the summer period of activity in different degrees of temperature.

In spring, queens begin to lay eggs in temperatures between 13° and 30° Celsius all the faster, the higher the temperature. Below 13° and above 30° C, the production of eggs does not take place after hibernation.

The beginning of egg-laying depends, besides temperature, also on a factor effective prior to hibernation. This is, as is supposed, the nutritional condition of queens in the previous period of activity.

Between 15° and 30° C, egg-laying takes place earlier than fecundation. Thus the first eggs will not be fecundated. Therefore, the number of male eggs rises with a falling temperature. At 15° the number of non-fecundated winter eggs is greatest.

Below 15°, egg-laying will be delayed most considerably after hibernation. The first eggs laid in such a low temperature tend to develop towards becoming females. It cannot be concluded with absolute certainty from the studies hitherto made whether these are fecundated or thelytokous eggs.

Egg-laying during the summer period of activity was studied as far down as 8°. The summer eggs laid between 8° and 30° C produced worker ants.

The biological importance of the linking of nest temperature to sex determination in spring-time is also examined.

LITERATUR.

- 1954 a. BIER (K.). — Ueber den Saisondimorphismus der Oogenese von *Formica rufa rufopratensis minor* Gößw. und dessen Bedeutung für die Kasterdetermination (*Biol. Zol.*, **73**, 170-190). — 1954 b. Ueber den Einfluß der Königin auf die Arbeiterinnenfertilität im Ameisenstaat (*Ins. Soc.*, **1**, 7-19).
1943. EIDMANN (H.). — Die Ueberwinterung der Ameisen (*Z. Morph. u. Oekol. Tiere*, **39**, 217-275).
1956. FLANDERS (S. E.). — The mechanisms of sex-ratio regulation in the (parasitic) *Hymenoptera* (*Ins. Soc.*, **3**, 325-334).
1936. FYG (W.). — Beiträge zur Anatomie, Physiologie und Pathologie der Bienenkö-

- nigin. IV. Untersuchungen über die Ursache der Eitaubheit (*Schweiz. Bienen-Ztg. Jg.*, 1-12).
1935. GONTARSKI (H.). — Wabenzellmaße bei *Apis mellifica* (*Z. vergl. Physiol.*, **21**, 681-698).
- 1951 a. GÖSSWALD (K.). — Die Rote Waldameise im Dienste der Waldhygiene (*Lüneburg, Metta Kinau*). — 1951 b. Ueber den Lebenslauf von Kolonien der Roten-Waldameise (*Zool. Jb. System. Oekol. und Geogr.*, **80**, 27-63). — 1957 a. Ueber die biologischen Grundlagen der Zucht und Anweisung junger Königinnen der Kleinen Roten Waldameise nebst praktischen Erfahrungen (*Waldhygiene*, **2**, 33-53). — 1957 b. Bildung von Ablegern der Kleinen Roten Waldameise auf der Grundlage einer Massenzucht von Königinnen (Verfahren II) (*Waldhygiene*, **2**, 54-72).
- 1953 a. GÖSSWALD (K.), BIER (K.). — Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica* (*Naturwiss.*, **40**, 38-39). — 1953 b. 2. Die Aufzucht von Geschlechtstieren bei *Formica rufa pratensis* Retz. (*Zool. Anz.*, **151**, 126-134). — 1954 a. 3. Die Kastendetermination von *Formica rufa rufo-pratensis minor* Gößw. (*Ins. Soc.*, **1**, 229-246). — 1954 b. 4. Physiologische Weisellosigkeit als Voraussetzung der Aufzucht von Geschlechtstieren im polygynen Volk (*Ins. Soc.*, **1**, 305-318).
1955. Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses durch Temperatureinwirkung bei *Formica rufa* L. (*Naturwiss.*, **42**, 133-134).
1949. KUSNEZOV (N.). — Sobre la reproducción de las formas sexuales en *Solenopsis patagonica* Emery (*Acta zool. Lilloana*, **8**, 281-290).
1947. RAINIER (A.). — Warmte en warmteregeling in de Nesten van de roode Boschmier (*Formica rufa polycтена* Foerst.) (*Med. Konink. Vlaamse Acad. Wetensch.*, **11**, 1-41).
1955. RAINIER (A.), VAN BOVEN (J.). — Étude taxonomique, biologique et biométrique des *Dorylus* du sous-genre *Anomma* (Hym. Form.) (*Ann. Musée royal du Congo Belge N. S.*, **2**, 1-359).
1948. SCHNEIRLA (T. C.). — Armyant life and behavior under dry-season conditions with special reference to reproductive functions. 2. The appearance and fate of the males (*Zool. New York*, **33**, 89-112).
1925. STEINER (A.). — Ueber den sozialen Wärmehaushalt der Waldameise (*Formica rufa* var., *rufo-pratensis* For.) (*Z. vergl. Physiol.*, **2**, 23-56).
1923. WASMANN (E.). — Die Larvenernährung bei den Ameisen und die Theorie der Trophallaxis (*Mem. Pontif. Accad. Romana d. N. Lin.*, **6**, 66-98).

VERGLEICHENDE ANATOMISCH-HISTOLOGISCHE
UNTERSUCHUNGEN AN *LEPISMA SACCHARINA* LINNÉ
UND DER MYRMECOPHIEN *ATELURA FORMICARIA*
HEYDEN (BEITRAG ZUR MYRMECOPHILIE, ERSTER
ABSCHNITT)

von

Lothar POHL

(Aus dem Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg.
Vorstand : Prof. Dr. K. Gößwald.)

A. — EINLEITUNG

1. — Allgemeines.

Untersuchungen an zwei nahe verwandten Vertretern der Lepismatiden, der kosmopolitischen *Lepisma sacch.* LINNÉ und der panmyrmecophilen *Atelura form.* HEYDEN ließen die Frage aufkommen, inwieweit wesentliche anatomische und histologische Unterschiede zwischen beiden Arten mit ihrer verschiedenen Lebensweise im Zusammenhang stehen.

Lepisma sacch. ist ein fast ausschließlich in menschlichen Wohnungen lebender Kosmopolit. Seine optimalen Lebensbedingungen liegen bei 25° C und 75 % relativer Luftfeuchtigkeit. Tagsüber halten sich die Tiere verborgen und kommen erst zur Nachtzeit aus ihren Verstecken hervor. Vom Licht angestrahlt, verharren sie kurz und verschwinden gleich darauf rasch in ihren Schlupfwinkeln. Ihre omnivore Lebensweise gilt als erwiesen. Kohlehydrate, Fette und Eiweiße sind zu ihrer Ernährung unentbehrlich. Der von ihnen an Nahrungsvorrat angerichtete Schaden ist meist gering. Fraß von Exuvien und Kadavern, Verstümmelungen und Kannibalismus wurden selbst bei ausreichender Nahrung beobachtet.

Die kleine gedrungene *Atelura form.* lebt in indifferenter Duldung (Synoekie) mit Ameisen vergesellschaftet. GÖSSWALD (1932) fand sie in Nestern von *Camponotus herculeanus ligniperdus* Latr., *Formica sanguinea* Latr., *Formica fusca* L., *Polyergus rufescens* Latr., *Lasius fuliginosus* Latr., *Lasius niger* L., *Lasius flavus* For., *Lasius umbratus* Nyl., *Tetramorium caespitum* L. und *Strongylognathus testaceus* Schenk. Die weißen bis blaßgelben Tiere lassen sich tagsüber nie an der Oberfläche der Nester blicken. Unter Steinen und freigelegten Gängen von Ameisenbauten bekommt man sie nur kurz zu Gesicht, denn sofort verschwinden sie in die nach innen führenden Gänge. Wie JANET (1896) und WASMANN (1906, 10) berichten, handelt es sich bei dem Verhältnis zwischen der panmyrmecophilen *Atelura form.* und den Ameisen um keine echte Symphilie. Vielmehr werden die Tiere als indifferente Mitbewohner der Ameisen geduldet. JANET (1896) konnte beobachten, daß der Vorteil bei dieser Synoekie insofern auf Seiten von *Atelura form.* liegt, als sich diese Tiere in geschickter Weise, unterstützt durch ihre ausgezeichnete Beweglichkeit, in den Fütterungsakt der Ameisen einschalten und ihnen die bereitete Nahrung kurzerhand bei der Uebergabe aus den Mandibeln rauben (Myrmecokleptie), ohne ihnen eine Gegenleistung zu erweisen.

2. — *Technisches.*

Die Objekte wurden nach CARNOY, BOUIN und CARL fixiert, wobei sich das erste Fixiergemisch als besonders vorteilhaft erwies. Ueber 95 % igen und absoluten Alkohol wurden die Tiere zur Erweichung der chitinösen Cuticula in Methylbenzoat gebracht, wo sie bis zur völligen Durchdringung etwa einen Tag lang verblieben. Die nun durchschneinenden Objekte wurden 1/2 bis 1 Stunde lang mit Benzol behandelt, bis das Methylbenzoat ausgewaschen war. Sodann bettete ich in Paraffin ein, dem ich zur besseren Durchdringung der Tiere in mehrstündigen Zeitabständen etwas Benzol zusetzte. Die Dicke der Schnitte betrug 5 μ und 7,5 μ . Für die Herstellung von Sagittal- und Medianschnitten war es von Vorteil, die Tergitschilder abzupräparieren. Ein Ceducolfilm über den Schnitten verhinderte deren Abgleiten während des Färbens.

Als Farbstoffe dienten Hämatoxylin DELAFIELD und HEIDENHAIN, Toluidinblau und Azan. Mit Eosin, Erythrosin, Säurefuchsin und Lichtgrün wurde gegengefärbt.

Meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Gößwald bin ich für die wertvollen Anregungen und die Unterstützung bei der in einem Teilauszug vorliegenden Arbeit, die ich am Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg in den Jahren 1950—1954 ausführte, zu großem Dank verpflichtet.

B. — UNTERSUCHUNGEN AN ORGANSYSTEMEN

1. — *Das Verdauungssystem.*

Die stark voneinander abweichende anatomische und histologische Ausgestaltung bestimmter Darmteile beider Objekte kann nur zu ihrer verschiedenen Ernährungsweise in Beziehung gebracht werden. Der myrmecokleptische Erwerb bereits weitgehend mechanisch aufbereiteter, oder sogar teilweise angedauter Nahrung erklärt für A. f. eine Regression bzw. eine doch merkbliche Vereinfachung bestimmter Darmteile, während andere, verglichen mit denen von L. s., eine Spezialisierung im Zusammenhang mit der besonderen Ernährungsweise erkennen lassen.

Der Vorderdarm von A. f. ist, da ein Kaumagen fehlt, relativ kürzer als der von L. s. Dem Kaumagen von L. s. mit seinen wuchtigen Zapfen und Meißeln, die von einer dicken Chitinlage bedeckt sind, und dem mehrschichtigen mächtigen Ringmuskelmantel kann stärkste mechanische Beanspruchung zugemutet werden. Die Struktur seiner Intimaleisten vereinigt in sich Festigkeit und Elastizität. Auch die nicht myrmecophile *Thermobia domestica* PACKARD und *Ctenolepisma ciliata* DUFOUR besitzen einen wohlausgebildeten Kaumagen (WYGODZINSKY, 1941). Sein Fehlen bei A. f. erklärt sich aus der größtenteils flüssigen Nahrung, bei der sich eine mechanische Aufbereitung im allgemeinen erübrigt.

Die nur bei A. f. kräftig ausgebildete *Valvula cardiaca* erscheint mir im Zusammenwirken mit den hier im Vergleich zu L. s. weit wirkungsstärkeren Pharynxdilatoren und -ringmuskeln bedeutungsvoll. Die *Valvula cardiaca* ist allgemein bei saugenden Insekten, deren Nahrung dünn- oder zähflüssig ist, gut entwickelt. Durch ihren Verschuß soll ein Eintritt der Nahrung in den Mitteldarm verhindert werden, bevor

noch in dem als Speicher der Nahrungssäfte dienenden Kropf eine chemische Andauung durch Speichelfermente stattgefunden hat. Bei A. f. macht sich bezüglich der *Valvula cardiaca* eine Entwicklungstendenz nach der gleichen Richtung bemerkbar. Dazu kommt noch, daß bei den saugenden Insekten eine pharyngeale Saugeinrichtung besteht, die ihr auffallendes Analogon auch bei A. f. in den mächtigen tentorialen und clypealen Pharynxdilatoren und -ringmuskeln hat, die den Pharynx vollständig zu verschließen in der Lage sind. Mit dem aboralen Verschluß des Pharynx und seiner vorderen Dilatation kann eine beträchtliche Saugwirkung erreicht werden.

Die anatomischen Befunde bei A. f. entsprechen insofern den Erwartungen, als die Nahrungsstoffe der sich fütternden Ameisen rasch von deren Labium weggesogen werden müssen.

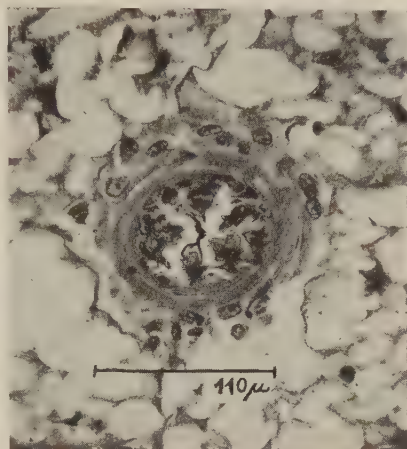


ABB. 1. — Querschnitt durch die *Valvula cardiaca* von *Atelura formicaria*.

Wir finden hier auf Grund des myrmecokleptischen Erwerbs flüssiger Nahrung eine Reihe anatomischer Abweichungen vom Vorderdarm von L. s., die sich in der Ausbildung einer pharyngealen Saugeinrichtung, einem als Speicher dienenden geräumigen Kropf, der mittels einer kräftigen *Valvula cardiaca* gegen den Mitteldarm abgeschlossen werden kann, und dem Wegfall des Kaumagens den Verhältnissen bei saugenden Insekten (Nematocera, Hemiptera...) nähern.

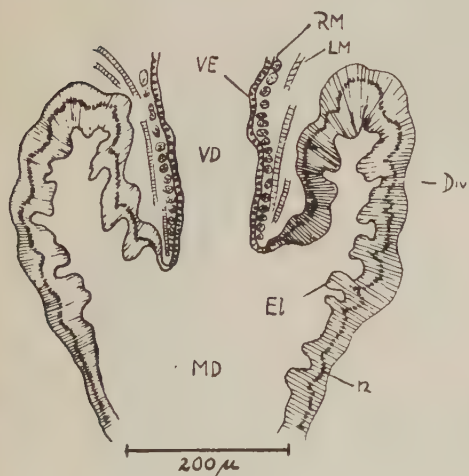


ABB. 2. — *Lepisma saccharina*.

Medianschnitt durch die Uebergangsstelle vom Vorder- zum Mitteldarm (Valv. card., Md Divertikel). RM, Ringmusk; LM, Längsmusk; El, Endothellappen; Div, Divertikel; VE, Vorderdarmendothel.

Eine Kropftaille ist bei A. f. überflüssig, da der Kaumagen fehlt und die gleiche Aufgabe von der kräftigen *Valvula cardiaca* übernommen werden kann.

Wenn die Intima des Pharynx und des Oesophagus als Invaginationsderivat der chitinösen Cuticula bei L. s. mächtiger ist als bei

A. f., so wohl deshalb, weil damit eine Verletzung des Epithels durch scharfrandige Nahrungspartikel vor ihrer letztlichen mechanischen Zer-

kleinerung im Kaumagen vermieden werden soll. So ist als Folge der spezialisierten Ernährungsweise die Intima bei A. f. von ihrer primären Stellung als Schutzlage des Endothels abgerückt. Der gleiche Zug einer Gebrauchsentfremdung macht sich in der Ausbildung der Mandibel von A. f. bemerkbar, deren ventral-proximaler Chitinbelag abgeflacht ist.

Das Vorhandensein eines ventralen Mesenteriums zwischen Oesophagus und Tentorium bei L. s. läßt sich dahingehend deuten, daß eine starke Kaumagenmotorik eine solche Fixierung des Oesophagus erfordert. Bei A. f. ist ein derartiges Mesenterium nicht vorhanden.

Nur bei L. s. am Beginn des Mitteldarmes vorhandene Divertikel legen die Annahme nahe, daß es sich hier um Gärkammern oder Symbionten-encrypten handeln könne. Symbionten sind aber nirgends festzustellen. Die Vermutung, daß die Vorteile für das Objekt in der durch die Divertikel erzeugten Oberflächenvergrößerung des Epithels liegen, wird dadurch sichtbar unterstützt, daß in den Coecen starke merokrine Sekretionstätigkeit beobachtet werden konnte. A. f. wird wahrscheinlich bei der leichteren Aufschließbarkeit der flüssigen Nahrung auf sezernierende Divertikel verzichten können.

Im Mitteldarmendothel von L. s. begegnet man verschiedenen Sekretionsformen in zonaler Erstreckung, die auf eine kontinuierliche

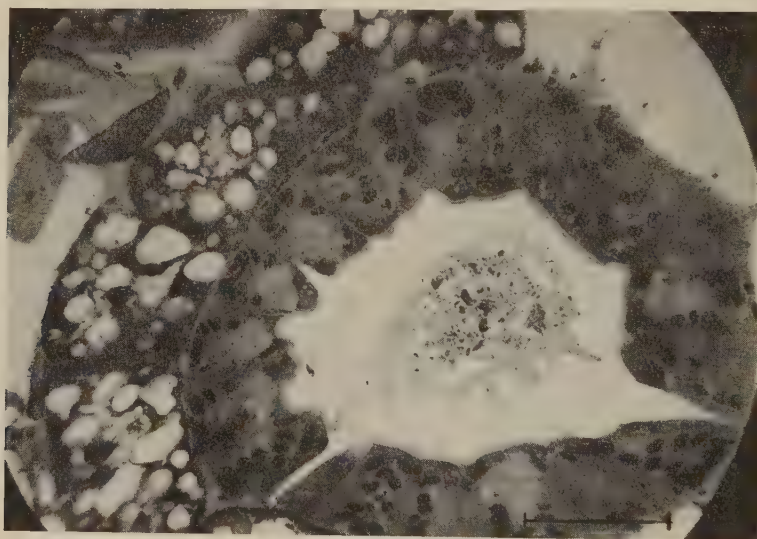


ABB. 3. — Querschnitt durch den Mitteldarm von *Atelura formicaria*-Regenerationscrypten.

Sekretion schließen lassen. Merokrine Sekretionsphasen durch keulenförmige Zellteilabschnürung sind bei L. s. häufig in den Divertikeln und im aboralen Mitteldarmendothel beobachtet worden. Auf Grund des histologischen Befundes handelt es sich mit großer Wahrscheinlichkeit um zwei verschiedene Sekretstoffe (klarer Vakuoleninhalt bei apokriner

Sekretion, granulierter Inhalt der Zellkeulen bei merokriner Sekretion). Eine holokrine Sekretion konnte bei *L. s.* nur vereinzelt erkannt werden. Eine solche ist aber die überwiegende, nur granulierten Sekrete produzierende Sekretionsform bei *A. f.* Dieser Feststellung entspricht hier ganz die lückenlose Anordnung der Regenerationscrypten zur Kompensation der entstandenen Endothelverluste. Das Mitteldarmendothel von *A. f.* ist vielmehr, das sei hervorgehoben, nur aus Regenerationscrypten zusammengesetzt. Reihen gleich hoher und gleich gestalteter nebeneinanderliegender Endothelzellen gibt es nicht. Eine dagegen dermaßen differenzierte Ausgestaltung des sezernierenden und resorbierenden Mitteldarmendothels bei *L. s.* steht sehr wahrscheinlich mit der omnivoren Ernährungsweise und vor allem mit der festen Konsistenz der Nahrung dieses Tieres im Zusammenhang.

Die Bildung einer Darmschlinge am Übergang vom Mittel- zum Enddarm von *L. s.* kann gleich den Divertikeln als eine Modalität zur Vergrößerung der verdauenden Mitteldarmoberfläche betrachtet werden, die sich für *A. f.* als nicht notwendig erweist.

Die hervorstechendste Abweichung am Enddarm beider Objekte besteht neben zonalen Endothelverschiedenheiten in dem mächtigen analen Blasenorgan bei *L. s.*, das bei *A. f.* fehlt. Es füllt mit dem Darm zusammen den Rectal- und Analraum vollkommen aus.

Drei am Beginn des letzten Enddarmabschnittes von dessen Lumen nach außen abzweigende fingerförmige Enddarmtuben komplizieren die Gestalt des Darmes. Durch ihre Kommunikation mit dem zentralen Darmtraktus kommt dessen im Querschnitt dreieckige Form am analen Ende zustande. Am abanalen Beginn klemmen sich in den engen Raum zwischen die fingerförmigen Tuben und den zentralen Darm drei Drüsenblasen, deren Lumen von dem der Tuben durch die Intima des Darmes getrennt ist. In der aboralen Folge legen sich den drei Enddarmrinnen zwei Kränze von je sechs halbkugeligen Drüsenblasen an. An allen Berührungsflächen der Drüsenkugeln mit dem Darm sind beider Endothelien verschwunden, und die winzig perforierte Intimalamelle des Darmes stellt die Abgrenzung zwischen den Lumina dar.

Nach dem anatomischen Befund handelt es sich hierbei um einen aus 15 Hohlkugeln zusammengesetzten Drüsenapparat, dessen einzelne Kugeln ihr körnig erscheinendes Sekret in den analen Darmteil entleeren. Ueber die Funktion dieses Organs lassen sich aus dem histologischen Befund nur Vermutungen anstellen. Eine sekundär sexuelle Bedeutung kann ihm deshalb nicht zugeschrieben werden, weil es weder mit dem

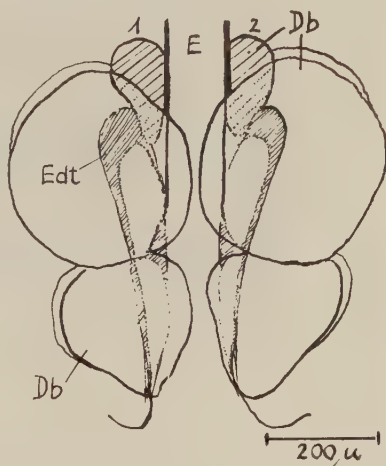


ABB. 4. — Schemaskizze des analen Drüsenorgans von *Lepisma s.*

Die vorderen u. rückwärtigen Drüsenkugeln sind aus Gründen der Uebersicht weggelassen. Dd, Drüsenblasen; Edt, Enddarmtube.

Geschlechtsapparat in Verbindung steht, noch faßbare anatomische und histologische Unterschiede bei männlichen und weiblichen Tieren aufweist. Die Vermutung, es könne wegen seines unmittelbaren Zusammenhanges mit dem Darm im Dienste der Verdauung stehen, läßt sich bei seiner Lage am Ausgang des Enddarms nicht stützen. Der Wasserresorption

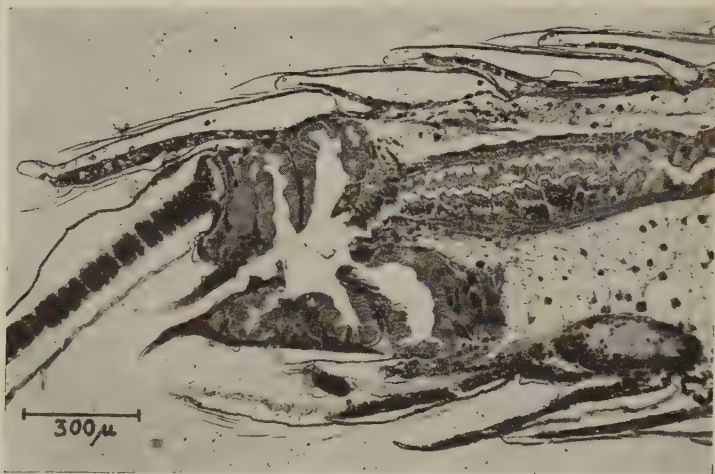


ABB. 5. — Sagittalschnitt durch die rectale und anale Region von *Lepisma saccharina* mit Drüsenapparat.

dienen bei *L. s.* besonders ausgebildete Rectalpapillen unmittelbar vor dem Blasensystem. Daß der komplexe Drüsenapparat zu der Defäkation insofern Beziehung hat, als er Sekrete produziert, die als Schmiermittel eine Kotentleerung erleichtern, erscheint mir als eine mögliche Deutung.

Von Bedeutung ist der abweichende Befund über die Ausbildung der Rectalpapillen, die wohl bei beiden Objekten nach dem Typ A (PALM) bzw. I (Тонков) angelegt, bei *L. s.* jedoch an Höhe und Längserstreckung weit mächtiger sind als bei *A. f.*

L. s. lebt in trockenen Mauerspaltten und Bodenritzen. Wasserverluste werden den Wasseraushalt des Körpers empfindlich gefährden können und müssen auf ein Mindestmaß herabgesetzt werden. Unter der Annahme, daß die Rectalpapillen, wie vielfach als erwiesen gilt, auch bei unseren Objekten regulatorische Funktion für den Wasseraushalt haben, indem sie das Wasser des Enddarminaltes resorbieren, wird man ihre Bedeutung und damit ihre besondere Ausgestaltung bei *L. s.* im Zusammenhang mit der Lebensweise verstehen. Gleichzeitig erklärt sich damit die schwächere Ausbildung der Rectalpapillen bei *A. f.* Diese Art lebt in feuchtigkeitsgesicherten Ameisennestern und wird somit der regulatorischen Einrichtungen des Wasserhaushalts weit weniger bedürfen als *L. s.*

2. — Fettkörper, Malpighische Gefäße, Hämocyten, Nephrocyten, phagocytäre Organe, Rückengefäß.

Im Fettkörper osmiumsäurefixierter Lepismen konnte PHILIPTSCHENKO (1907) zwischen den eigentlichen, der Ablagerung von Reservestoffen dienenden Fettzellen Uratzellen nachweisen, die der Speicherung von Zerfallsprodukten des Organismus dienen. Die gleiche Feststellung machte ich bei den von mir angewandten Methoden der Fixierung an A. f. mit dem Unterschied, daß hier im Vergleich zu PHILIPTSCHENKOS Befunden die Harnzellen im Fettkörper viel zahlreicher eingestreut sind.

Es liegt nahe, diese Beobachtungen mit der abweichenden Zahl und Ausgestaltung der Malpighischen Gefäße beider Tiere in Beziehung zu bringen. L. s. besitzt 8 weitlumige Malpighische Gefäße ($— 30 \mu$), die bis über den Kaumagen nach vorn reichen. Ihrem Endothel sind konzentrisch geschichtete Uratsphäroide eingelagert. Die 6 dünnen Malpighischen Gefäße ($— 10 \mu$) von A. f. sind kürzer und ihr Endothel enthält in seinem proximalen Abschnitt winzige Granulate. Ein funktioneller Ausgleich durch vermehrte Harnzellen im Fettkörper von A. f. wäre in Anbetracht der wahrscheinlich geringeren Leistungsfähigkeit der Malpighischen Gefäße dieser Tiere denkbar.

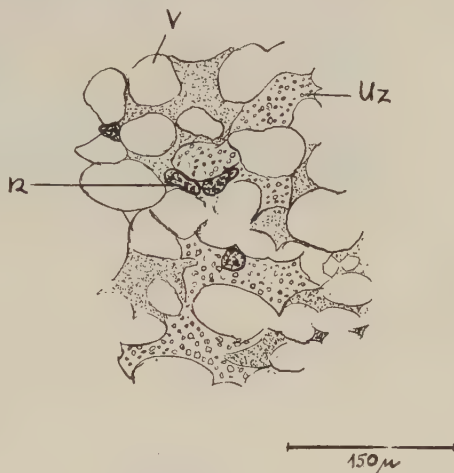


ABB. 6. — Fettkörper von A. f. mit Uratzellen zwischen den Fettkörperzellen.

V, Vakuole; n, Zellkern.

Anhäufungen von Hämocyten sind bei L. s. in den Gewebslücken zwischen Darm und Fettkörper und besonders im ventralen Sinus um das Bauchmark zu sehen. In geringerer Anzahl treten sie in seitlichen, unter dem Integument gelegenen Blutbahnen auf, oder sie schwimmen in der Hämolymphe des Rückengefäßes. Bei A. f. ist auf keinem meiner Präparate eine ähnlich große Ansammlung von Hämocyten feststellbar. Selten nur liegen mehrere nebeneinander. Sie sind von verschiedener Gestalt und Größe ($5—13 \mu$). Bei beiden Objekten liegen in der Rückenpartie des Thorax, vornehmlich im 2. und 3. Segment, unregelmäßige Anhäufungen von Nephrocyten, die durch Bindegewebsfasern mit dem Rückengefäß in Verbindung stehen. Es sind Zellgebilde, die vereinzelt der Wand des Gefäßes, der bindegeweblichen Außenlamelle des dorsalen Diaphragmas in der Nähe des Rückengefäßes und den Bindegewebsschnüren aufliegen. Sie sind selbst bei dichter Aneinanderreihung als Zellindividualitäten zu erkennen. Bei L. s. sind sie zahlreicher als bei A. f. Kennzeichnend ist bei beiden das Vorhandensein von 2 und mehr großen Kernen.

Segmental angeordnet besitzt L. s. und A. f. an der Dorsalseite des Mesothorax und in jedem der folgenden 9 Abdominalsegmente je ein Paar einschichtige Nephrocyten-

bänder. Sie sind seitlich und dorsal vom Rückengefäß in der Nähe der Segmentgrenzen angelegt und erstrecken sich entlang des Integuments der Tergite nach beiden Seiten hin.

Phagocytäre Organe bei Apterygoten (PHILIPTSCHENKO, 1907) sind nahe dem Herzen

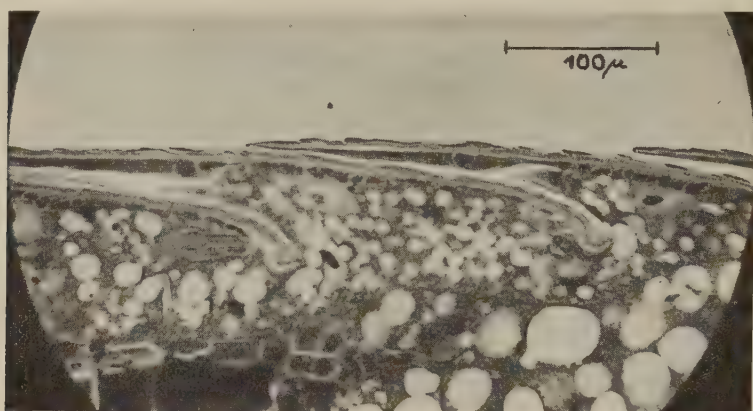


ABB. 7. — *Lepisma sacch.* Sagittalschnitt durch den Thorax mit segmentalen dorsalen Nephrocytenbändern.

an Stellen starker Blutbewegung gelegen. Sie sollen das Blut von Fremdstoffen reinigen. Diese Aufgabe übernimmt bei *L. s.* bis zum 3. Abdominalsegment das dorsale Diaphragma, das am Beginn des 9. Abdominalsegments endet

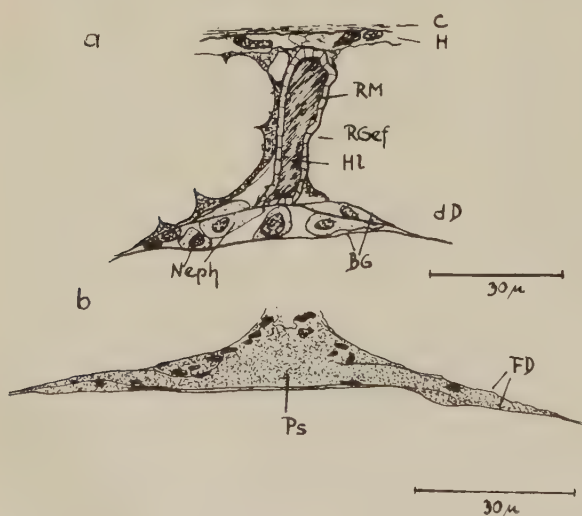


ABB. 8. — a : *Atelura form.* Rückengefäß mit dorsalem Diaphragma und Nephrocyten.

C, Cuticula; H, Hypodermis; RM, Ringmuskel; HL, Hämolymphe; BG, Bindegewebsfaser; dD, dorsales Diaphragma.

b : *Lepisma sacch.* Zum phagocytären Organ umgebildetes dorsales Diaphragma.

Ps, Pericardialseptum; FD, Diaphragmafaser.

Injizierte Tusche und Ammonkarmin lagern sich im Pericardialseptum ab (BRUNTZ, 1908). Dieses wird gebildet zwischen den nach dem Gefäß hin auseinanderweichenden Fasern des Diaphragmas, woraus sich seine im Querschnitt dreieckige Gestalt ergibt. Teils erscheint es als homogene acidophile Ausfüllung des Zwischenraumes, teils ist es von retikulärer Struktur mit mittelgroßen, länglichen Kernen. Bei *A. f.* ist ein ähnliches, aber weit weniger deutlich ausgebildetes Organ vorhanden. Der Zwischenraum ist enger und der kernreiche Inhalt scheint aus einer Anzahl phagocytärer Zellen vom Typ der Hämocyten zusammengesetzt zu sein. Primär phagocytäre Bedeutung wird ihm nicht zukommen. Den Nephrocyten ähnliche Zellen finden sich auch

in der Ventralregion von L. s. Dort schließt ein vom Bauchmark ausgehender Bindegewebsstrang eine Nephrocytenreihe ein. Sie verläuft seitlich ventralwärts und biegt über dem Fettkörperlappen der Bauchseite nach innen um. Einzelne Nephrocyten liegen dem Saum des Fettkörpers auf.

Ein Vergleich aller im Dienste der Phagocytose stehenden Zellen und Organe beider Tiere ergibt, daß sie bei A. f. sowohl an Zahl als auch an Größe hinter denen von L. s. zurückstehen. Das gilt zahlenmäßig für Hämocyten, die gegen eingedrungene Fremdkörper mikrophagocytär wirksam sein können (PHILIPTSCHENKO, 1907; BRUNTZ, 1908; ERMIN, 1939), wie auch gleichermaßen für die Anhäufungen von Nephrocyten in der Rückenpartie und die phagocytären Organe zwischen den Fasern des dorsalen Diaphragmas. Eine ventrale Nephrocytenreihe beiderseits des Bauchmarks gibt es bei

A. f. überhaupt nicht. Ob und weshalb phagocytäre Einrichtungen in einer Ausprägung, wie sie bei L. s. vorliegt, bei A. f. im Zusammenhang mit der Lebensweise nicht nötig erscheinen, vermag die histologische Untersuchung nicht überzeugend zu klären. Es könnte sein, daß die höhere Zahl von Hämocyten bei L. s. im kausalen Zusammenhang mit der Melanisierung der Cuticula steht. Ebenso ist es nicht ausgeschlossen, daß im Schutz der Ameisennester bei der

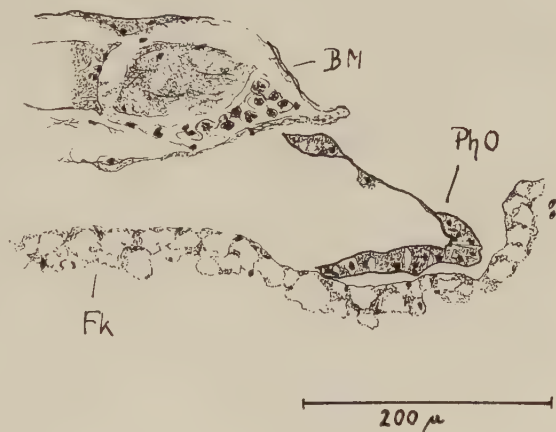


ABB. 9. — *Lepisma saccharina*. Ventrale Nephrocytenreihe beiderseits des Bauchmarks.

Fk, Fettkörper; BM, Bauchmark; Pho, phagocytäre Organe.

spezialisierten Ernährungsweise von A. f. eine besondere Ausbildung phagocytärer Organe zur Fixierung eingedrungener Fremdstoffe im Körper nicht in dem Maße notwendig ist, wie bei den diesen Gefahren weit mehr ausgesetzten L. s.

Ein kräftiges Rückengefäß bei A. f. wird eine Anpassung an das höhere allgemeine Leistungsbedürfnis dieses Tieres im Zusammenhang mit seinem Nahrungserwerb und der Flucht bei Verfolgung darstellen.

3. — Die Geschlechtsorgane.

Männliche Geschlechtsorgane. — Der männliche Geschlechtsapparat zeigt bei beiden Tieren weitgehende Uebereinstimmung.

Zu beiden Seiten der Mediane liegen bei L. s. sechs Hodenfollikel, deren kurze *Vasa efferentia* sich je zwei vereinigen und in die geräumigen, nach hinten in Windungen verlaufenden *Vasa deferentia* münden (Nassonow, 1903).

Auch bei A. f. nehmen die segmentalen Geschlechtsorgane den größten Raum im Abdomen ein. Je vier Hodenfollikel münden in fast gleicher Höhe in die *Vasa deferentia*. Sie legen sich dem Samenleiter so dicht an, daß es praktisch nicht zur Ausbildung besonderer *Vasa efferentia* kommt. Die *Vasa deferentia* sind gewunden und gehen in die weitlumigen *Vesiculae seminales* über, die sich schließlich anal und ventral vereinigen und in einem kurzen *Ductus ejaculatorius* in den Penis führen. Zu beiden Seiten des *Ductus ejaculatorius* verlaufen Tuben mit sezernierendem Epithel. Beide Anhangsdrüsen münden bei A. f. vorn an der Stelle, wo sich die *Vesiculae* zu einem *Ductus ejaculatorius* vereinigen. Bei L. s. liegt die Mündung am rückwärtigen Ende der Drüsen.

Eine nennenswerte Abweichung besteht bei A. f. in der Bildung von Spermatophoren, die ich bei L. s. nicht beobachten konnte. Sie wird schon in den proximalen Spermienkammern der Follikel dadurch vorbereitet, daß sich die Spermienbündel einrollen. Die Spermatophoren sind einfach gebaut. Sie stellen Cysten dar, in denen 1—3 Büschel von Spermien liegen. Ankerfäden waren nicht festzustellen. Man darf annehmen, daß die Spermatophorenbildung — eine Art der Sicherung gegen Spermienverluste, also eine Spezialisierung — mit dem Gefahrenkomplex in Gesellschaft mit Ameisen zusammenhängt.

Bei A. f. entsteht der Eindruck, als würden die Samenleiter aus ihrem hohen Epithel mit den riesigen Funktionskernen nicht nur Sekrete produzieren, sondern auch die Cystenlamellen für die Spermatophoren erstellen. Es ließen sich nämlich bereits in den Samenleitern fertige Spermatophoren feststellen. Das Sekret der Anhangsdrüsen umgibt die Spermatophoren außen und dürfte nur Gleitfunktion haben. Mit dieser Beobachtung wäre die abanale Mündung der Anhangsdrüsen bei A. f. insofern funktionell gerechtfertigt, als eine Gleitwirkung bei den schon in den Samenleitern gebildeten Spermatophoren möglichst weit entfernt von ihrer Austrittsstelle angestrebt wird.

Weibliche Geschlechtsorgane. — Die weiblichen Geschlechtsorgane beider Objekte setzen sich aus den paarigen Ovarien, den Ovidukten, einem unpaaren *Receptaculum seminis* und den paarigen accessorischen Drüsen zusammen.

Die jederseits fünf panoistischen Eiröhren von L. s. beginnen mit je einem epithelialen Terminalfilum, dessen plasmatischer Inhalt mit kleinen Kernen erfüllt ist (Gross, 1903). Eine Quermembran trennt den Endfaden, der auch bei A. f. vorhanden ist, von der Endkammer.

Die Ovidukte sind bei A. f. kürzer als bei L. s., die Mündungsstellen der Ovariolen näher aneinandergerückt. Somit ist bei A. f. ein mehr büschelförmiger Typ, bei L. s. ein mehr kammförmiger Typ verwirklicht.

Die Annäherung an den Bautyp büschelförmiger Ovarien bei A. f. ist nur eine scheinbare. Sie wird durch die Verkürzung der Ovidukte hervorgerufen. Ontogenetisch besteht auch zunächst hier, wie bei allen

Thysanuren, ein streng segmentaler kammförmiger Aufbau des Eierstockes. Weshalb bei A. f. diese Entwicklung erfolgt ist, muß vorerst ungeklärt bleiben. Jedenfalls könnte sie im imaginalen Zustand ein Hinweis auf eine progressive Veränderung gegenüber L. s. sein.

Die Ovidukte vereinigen sich zum unpaaren ektodermalen Eigang, in den bei beiden Tieren dorsal das Receptaculum seminis mündet.

Dieses stellt bei L. s. einen langgestreckten Tubus dar, der dorsal vom Eigang und ventral vom Bauchmark, dessen Nervenknotten auseinanderdrängend, nach vorn bis zum Beginn des vorletzten Abdominalsegments zieht. Ein dem Receptaculum seminis von L. s. dorsal aufliegendes und mit dessen Lumen verbundenes Rohr dürfte zufolge der Endothelgleichheit einer Volumsvergrößerung dienen. Ob ihm in der Phylogenese ursprünglich eine andere Bedeutung zugekommen sein mag, d. h. ob es sich um ein rudimentäres Organ handelt, muß dahingestellt bleiben.

Paarige accessorische Drüsen am Geschlechtsapparat der ♀♀ sind bei beiden Tieren vorhanden. Es sind lange Schläuche, die sich distal keulenförmig erweitern, in Windungen legen und bei L. s. von hinten nach vorn ziehen. Vorn münden sie in zwei dünnen Ausführgängen am hinteren Teil des achten Sternits dorsal in den Eigang. Eine typische

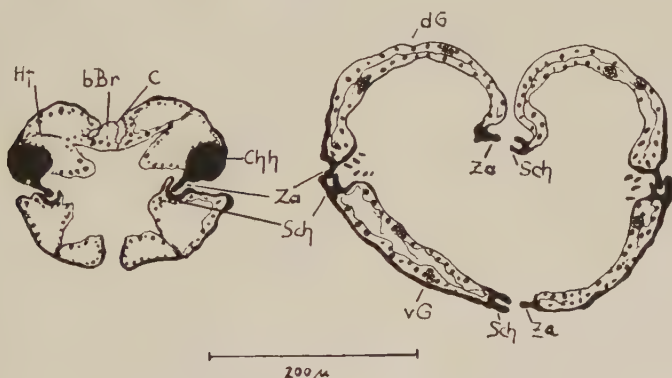


ABB. 10. — Legeapparat von *Lepisma s.* ♀ (a) und *Atelura f.* ♀ (b) im Querschnitt.

Hf, Haltefasser; bBr, bindegewebliche Brücke; C, Cuticula; Chh, Chitinholm; Za, Zapfen; Sch, Schiene; dG, dorsale Gonapophyse; vG, ventrale Gonapophyse.

Vagina fehlt beiden Objekten. Bei A. f. sind die accessorischen Drüsen kürzer. Als einfache gleichlumige Schläuche erstrecken sie sich nur in der Lateralen und münden einander gegenüber.

Die ♀♀ beider Tiere verfügen über einen Legeapparat. Er beginnt vorn am neunten Abdominalsegment. Der auffälligste Unterschied zwischen L. s. und A. f. besteht neben der verschiedenen Größe darin, daß die dorsalen Gonapophysen bei L. s. miteinander ein Dach bilden, während sie bei A. f. wie die ventralen Gonapophysen getrennt liegen.

Die Legeröhre von A. f. ist im Zusammenhang mit der Eibreite, die bei der kleinen A. f. in absolutem Vergleich mehr als das Doppelte von der bei L. s. beträgt, weitlumiger als die von L. s. Ihre schmale Wandung läßt sich, wenn auch sehr beschränkt, dehnen. Bei dem viel engeren Legeapparat von L. s. ist das Problem der Dilatation so gelöst, daß das dorsale, die Gonapophysen verbindende Band gestreckt und die zusammenhanglosen ventralen Gonapophysen voneinander entfernt werden können.

Aber selbst dadurch kann nicht annähernd das Kaliber von A. f. erreicht werden.

SCHIMMER (1909) erklärt einen ähnlichen Größenunterschied beim Legeapparat und bei Eiern der Grille *Myrmecophila* und *Gryllus camp.* damit, daß die ausgeschlüpften myrmecophilen Tiere sofort imstande sein müssen, die Lebensweise der älteren besonders in Bezug auf Ernährung zu teilen. Dieselbe Deutung erscheint mir auch hier vertretbar.

ÜBERSICHT UEBER ANATOMISCHE UND HISTOLOGISCHE BEFUNDE.

<i>Lepisma sacch.</i>	<i>Atelura form.</i>
V-Darm bis 4. Abdom. Segm.	bis 1. Abdom. Segment.
6 Pharynxwülste	Pharynx mit Saugwirkung.
Oes. Mesenterium vorhanden	4 Pharynxwülste.
<i>Kropftaille</i>	fehlt.
<i>Kaumagen</i>	fehlt.
Valv. <i>Cardiaca</i>	fehlt.
Invagination des Vorderdarmes in den Mitteldarm	stärker ausgeprägt.
12 MD-Divertikel	fehlt.
Mittel- u. Enddarmschlinge	fehlen.
Holo-, apo- u. merokrine Sekretionsformen	fehlt.
Zylinderzellen im Mittel-D.	merokrine Sekretion fehlt.
Regenerationscrypten	fehlen.
Valv. <i>pylorica</i>	sehr zahlreich.
Mächtige Rectalpapillen	besonders kräftig.
Anales Drüsensystem	flache Rectalpap.
Ventrales Nephrocytenband	fehlt.
Exkretzellen im Fettkörper	fehlt.
Dors. Diaphragma phagocytär	zahlreicher vorhanden.
Streng kammförmige Ovariolen	nicht phagocytär.
Rohr über Rec. seminis	imaginal büschelförmige Ovariolen.
Legeapparat eng	fehlt.
Dorsale Gonapophysen verwachsen	weit.
6 Hodenfollikel	getrennt.
Fehlen	4 Hodenfollikel.
	Spermatophoren.

Zusammenfassung.

Der Darm von L. s. und A. f. zeigt auf Grund der voneinander abweichenden Ernährungsweise beider Objekte grundsätzliche Verschiedenheiten. Die größtenteils aufbereitete bzw. flüssige Nahrung der myrmecophilen *Atelura* läßt zum Unterschied von L. s. einen stark chitinösen Kaumagen, eine der Nahrungsregulation dienende Kropftaille und ein oesophagales Mesenterium zur Fixierung des Darmes bei der Kaumagenmotorik überflüssig erscheinen. Hingegen besitzt A. f. eine besonders funktionstüchtige *Valvula cardiaca*, die im Zusammenwirken mit kräftigen Pha-

rynxdilatatoren und Ringmuskeln eine wirksame Saugeinrichtung zur Aufnahme flüssiger Nahrung vom Labium der Ameisen darstellt. Im Zusammenhang mit der Konsistenz der Nahrung fehlen A. f. Mitteldarmdivertikel mit merokrin sezernierendem Endothel und die Darmschlinge am Ende des Mittel- und Beginn des Enddarms, wie sie bei L. s. als Einrichtung zur Oberflächenvergrößerung des sezernierenden und resorbierenden Endothels besitzt. Das nach dem holo-, mero- und apokrinen Typ in zonaler Erstreckung sezernierende Mitteldarmendothel produziert bei L. s. zwei verschiedene Sekrete (klarer Vakuoleninhalt bei apokriner, granulierter Inhalt bei merokriner Sekretion). Eine fast ausschließlich holokrine Sekretion bei A. f. hat eine dichte, lückenlose Anordnung von Regenerationscrypten im Mitteldarmendothel zur Folge. Das nur bei L. s. in beiden Geschlechtern vorhandene komplizierte anale Drüsen-system, welches mit dem Enddarm durch eine perforierte Intimalamelle in Verbindung steht, wird wahrscheinlich im Dienste der Defäkation Schmiermittel erzeugen. Einwandige Rectaldrüsen, die, wie als erwiesen gilt, der Wasserresorption dienen, sind bei A. f. kleiner, niedriger und damit weniger leistungsfähig, was angesichts der Tatsache, daß in Ameisennestern für eine nahezu konstante Luftfeuchtigkeit gesorgt ist, nicht überrascht.

In den Fettkörper von A. f. sind Uratzellen viel zahlreicher eingestreut als bei L. s. Eine Beziehung zu den bei A. f. leistungsschwächeren Malpighischen Gefäßen, etwa in Form einer Funktionskompensation, wäre denkbar.

Phagocytäre Zellen und Organe von A. f. stehen an Zahl und Ausgestaltung hinter denen von L. s. zurück. Es läßt sich vermuten, daß sie zur Fixierung eingedrungener Fremdstoffe im Zusammenhang mit der spezialisierten Ernährungsweise und im Schutz von Ameisennestern bei A. f. nicht so nötig sind wie bei den weit mehr gefährdeten freilebenden Lepismen.

Ein kräftigeres Rückengefäß bei A. f. hängt wahrscheinlich mit erhöhten Leistungsanforderungen der Tiere in Synoekie mit Ameisen zusammen.

Nur bei A. f. wurde eine Spermatophorenbildung in den Samenleitern beobachtet. Sie stellt eine Spezialisierung zur Sicherung gegen Spermienverluste dar, die mit dem Gefahrenkomplex einer Ameisensynoekie zusammenhängen dürfte.

In dem bei A. f. ♀♀ im Imaginalzustand durch verkürzte Ovidukte scheinbar büschelförmigen Bau der Ovarien darf man einen Hinweis auf eine progressive Veränderung gegenüber dem bei L. s. streng kammförmigen Typ der Ovarien erblicken.

Die Legeröhre von A. f. hat in Abhängigkeit von der Eibreite den mehr als doppelten Durchmesser als die von L. s. Diese Unterschiede dürften insofern in Beziehung zur Lebensweise stehen, als sich für myrmecophile Tiere eine gewisse Körpergröße und wahrscheinlich damit verbundene Selbständigkeit nach dem Schlüpfen für ihre Lebensbedürfnisse als notwendig erweist.

Résumé.

Les systèmes digestifs des *Lepismæ saccharinæ* et des *Ateluræ formicariæ* montrent de grandes différences en rapport avec leur alimentation différente. La nourriture des *L. s.* est consistante, tandis que celle des *A. f.* est prédigérée et liquide. Aussi certaines dispositions sont-elles devenues inutiles chez les *A. f.* (disposition de mastication, tenant lieu d'estomac, passage rétréci dans le jabot, suspensoir de l'intestin pour agrandir la surface, diverses sécrétions au même endroit), telles qu'elles existent encore chez les *L. s.* Par ailleurs, les *A. f.* possèdent un dispositif d'aspiration, formé par une forte *Valvula cardiaca*, les muscles du pharynx et des sphincters, servant à absorber la nourriture liquide depuis les lèvres des fourmis. Ce ne sont que les *L. s.* qui présentent pour les deux sexes, dans la dernière portion de l'intestin, un système de glandes compliqué, communiquant avec l'intestin et produisant probablement des lubrifiants dans l'élimination des excréments. Les glandes rectales des *A. f.* sont petites parce que l'état hygrométrique de l'atmosphère des fourmilières est constant.

Chez les *A. f.*, on trouve un plus grand nombre de cellules d'urate insérées dans le corps gras que chez les *L. s.* Il est probable qu'elles facilitent le travail des tubes de Malpighi, étroits et fins.

Les phagocytes des *A. f.* sont moins nombreux et plus petits que ceux des *L. s.* Il est à supposer qu'ils ne sont pas aussi nécessaires chez les *A. f.* vivant sous la protection des fourmilières que chez les *L. s.* vivant en liberté.

Le vaisseau dorsal des *A. f.* est développé d'une façon robuste à cause des efforts exigés par leur vie en commun avec les fourmis.

Les *A. f.* seuls possèdent de petites enveloppes contenant des spermatozoïdes, destinés à protéger contre une perte spermatique. Les ovaires tels qu'ils se présentent chez les *A. f.* sont disposés en forme de touffe, tandis qu'ils sont en forme de peigne chez *L. s.*

La taille plus grande de l'œuf et de l'oviscape s'explique par le genre de vie des *A. f.*, puisque, pour les animaux vivant en compagnie des fourmis, une certaine taille et indépendance à la sortie de l'œuf sont indispensables.

Summary.

The digestive system of *Lepisma saccharina* and *Atelura formicaria* widely diverge from each other, which is due to the different nutrition of the two objects. *L. s.* takes solid food whereas *A. f.* takes partly digested or liquid food. This fact has rendered superfluous the masticating stomach, the narrow passage of the maw, suspensory ligament of the cesophagus, the widening of the mesenteron in order to enlarge its surface,

and various secretions in the middle part of the gut, such as *L. s.* still possesses. For the purpose of taking liquid food the lips of the ant *A. f.* has a suctorial organ formed by a strong valvula cardiaca, pharynx dilators, and anular muscles. Both sexes of the *L. s.* only have in the rectal part of the gut a complicated system of glands connected with the gut and which probably produces liniments when excreting. The rectal papillae of *A. f.* are small on account of the equal moisture of air existing in ant-hills.

There are more cells containing urates in the fat-body of *A. f.* than in that of *L. s.* They probably aid the function of the thin and narrow Malpighian tubes of *A. f.*

Cells and organs of *L. s.* serving the phagocytose are less numerous and less developed. It is to be supposed that *A. f.* being sheltered by ant-hills stands not so much in need of them as *L. s.* living in the open.

The dorsal vessel of *A. f.* is strongly developed owing to the increased efforts that life together with ants brings with it.

It is only *A. f.* that possesses spermatophores which are to protect it from losses of sperm. The oviducts of *A. f.* are shorter and thus the ovaries appear fascicular whereas those of *L. s.* are exactly comblike. The much larger laying tube and size of the eggs of *A. f.* are in so far connected with the way of living as a certain size and autonomy are necessary for myrmecophil animals after leaving the egg.

LITERATURVERZEICHNIS.

1908. BRUNTZ (L.). — Nouvelles recherches sur l'excrétion et la phagocytose chez les Thysanoures (*Arch. Z. Exper.*, 4).
1939. ERMIN (R.). — Hämocyten (*Periplaneta*) (*Z. Zellf. mikr. Anat. A*, 29).
1932. GÖSSWALD (K.). — Oekologische Studien über die Ameisenfauna des mittleren Maingebietes (*Z. w. Z.*, 142).
1903. GROSS (J.). — Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums (*Z. Jahrb. Morph.*, 18).
1896. JANET (Ch.). — Sur le *Lepisma polypoda* et sur ses rapports avec les Fourmis (*Bull. Soc. Ent. de France*, 65, Paris).
1903. NASSONOW. — Zur Morphologie der niederen Insekten (*Bull. Soc. Imp. Am. Sc. Nat. de Moscou*).
1949. PALM (N.). — The rectal papillæ in insects (*Lunds Univ. Arsskr. N. F. A.*, 2, 45).
1937. PFLUGFELDER (O.). — Pericard. u. Ventraldrüsen der Insekten (*Z. w. Z.*, 149).
1907. PHILIPTSCHENKO (J.). — Ueber die exkret. u. phagocytären Organe von *Ctenolepisma* (*Z. w. Z.*, 88). — 1912. Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten (*Z. w. Z.*, 103).
1925. TONKOV (V.). — Ueber den Bau der Rectaldrüsen bei Insekten (*Z. Morph. Ök. d. Tiere*, 4).
1906. WASMANN (E.). — Die Gäste der Ameisen und der Termiten (*Verh. d. Ges. Deutscher Naturf. u. Aerzte*, 77. Vers. II. Teil). — 1910. Wesen und Ursprung der Symphilie (*Biol. Zbl.*, 30, H. 3-5).
1941. WYGODZINSKY (P.). — Beiträge zur Kenntnis der Dipluren und Thysanuren (*Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. Zürich*, 74).

QUELQUES NOTES SUR L'HIBERNATION CHEZ LA FOURMI CREMASTOGASTER SCUTELLARIS OL. ET CHEZ UNE ESPÈCE VOISINE CREMASTOGASTER AUBERTI EM. (HYMENOPTERA-FORMICOIDEA)

par

J. SOULIÉ

(Laboratoire de Biologie animale du P. C. B., de la Mission française d'enseignement et de coopération culturelle au Cambodge, École royale de médecine de Phnom-Penh et Laboratoire d'Entomologie, Faculté des Sciences, Toulouse.)

Les phénomènes d'hibernation chez les deux espèces françaises de *Cremastogaster* étudiées de ce point de vue (*Cr. scutellaris* OL et *Cr. auberti* EM.) ne prennent jamais l'aspect d'une diapause, mais bien plutôt celui d'un état de quiescence. Le repos n'est jamais absolu. On note simplement une cessation de l'activité collective de recherche de la nourriture et un regroupement des ouvrières à l'intérieur du nid.

L'HIBERNATION EN NID ARTIFICIEL

Le nid utilisé est le nid de Janet classique.

Il ne nous a pas été possible d'étudier en nid artificiel le comportement de *Cr. scutellaris* pendant l'hibernation. Cette espèce, exclusivement lignicole (ou presque), ne manifeste jamais un comportement normal en dehors de nids creusés dans le bois, d'observation difficile. Nous avons donc étudié le repos hivernal d'une espèce morphologiquement très voisine (1) : *Cr. auberti*, dont le comportement nidificateur est beaucoup plus plastique (J. SOULIÉ, 1956 a).

Dès l'entrée en hibernation (J. SOULIÉ, 1956 b) due à l'influence de facteurs extérieurs, avec action prépondérante de la température, les ouvrières ont groupé en une masse unique, globuleuse, les larves vivant encore dans la fourmilière à cette date. En apparence, ces larves semblent être toutes au même stade et ne s'accroîtront plus de taille durant toute la durée de l'hibernation. La femelle reine (les colonies de *Cr. auberti* sont monogynes) se tient en permanence dans le voisinage ou sur cette boule de couvain. Un certain nombre d'ouvrières restent à peu près immobiles à proximité immédiate du couvain. Les autres ouvrières sont répar-

(1) Morphologiquement si voisine qu'E. ANDRÉ ne voulait faire de *Cr. auberti* qu'une variété de *Cr. scutellaris*. *Cr. auberti* a été élevé et maintenu au rang spécifique par ÉMERY, malgré une controverse assez ardue.

ties dans la case centrale du nid de Janet (case où se trouvent ce couvain et la femelle). Ces ouvrières sont très proches les unes des autres, la plupart se touchent par une partie quelconque de leur corps. Les ouvrières, ainsi que la femelle, ne sont pas absolument immobiles ; elles agitent fréquemment les antennes et effectuent assez souvent de légers déplacements. Cependant, si aucune influence extérieure n'intervient, elles ne quittent pas la case centrale du nid où elles sont rassemblées. Les seuls soins donnés au couvain pendant cette période d'hibernation semblent être des léchages assez fréquemment répétés (de la part de la femelle et d'un certain nombre d'ouvrières). L'état de torpeur des insectes pendant cette hibernation en nid de Janet est très peu profond. La plus légère action mécanique extérieure (introduction d'eau dans la case à eau du nid de Janet, déplacement brusque de ce nid, soulèvement de la fiche de carton entretenant une demi-obscurité dans la case d'habitation, déplacement de la plaque de verre fermant le nid, etc.) redonne de l'activité aussi bien aux ouvrières qu'à la femelle (de même, une élévation brusque et non continue de la température ambiante, obtenue au moyen de l'approche, sur le nid occulté à la lumière, d'une puissante ampoule électrique). Mais cette activité est désordonnée et surtout très momentanée (de quelques minutes à une heure au maximum). De plus, seul un petit nombre d'ouvrières, et parfois la femelle, se remettent en mouvement. Jamais la totalité de la population ne reprend son activité ordonnée, comme on l'observe au moment de la rupture d'hibernation.

A la lumière de ces observations il était intéressant de savoir si, dans la nature, nous pouvions remarquer de ces anomalies (réveils partiels) dans des colonies en hibernation.

OBSERVATIONS SUR DEUX PÉRIODES D'HIBERNATION
(hivers 1954-1955 et 1955-1956)
EFFECTUÉES SUR UN NID DE *CR. SCUTELLARIS*
DANS LA NATURE

Nous n'avons pas pu effectuer d'observations sur le comportement des fourmis à l'intérieur du nid (celui-ci étant entièrement creusé dans une poutre de toiture et hors de portée) et nous nous sommes borné à noter, de l'extérieur, les perturbations qui pouvaient se produire dans le déroulement normal de l'hibernation et qui se traduisaient par l'apparition d'ouvrières hors du nid.

Durant l'hiver 1954-1955 nous n'avons assisté sur le nid en hibernation à aucun réveil partiel. Jamais, au cours de l'hiver, nous n'avons rencontré une seule fourmi sur les pistes, même à proximité immédiate du nid.

Au contraire, durant l'hibernation 1955-1956, nous avons rencontré à trois reprises des fourmis hors du nid.

Comme aucune manifestation extérieure autre que la température

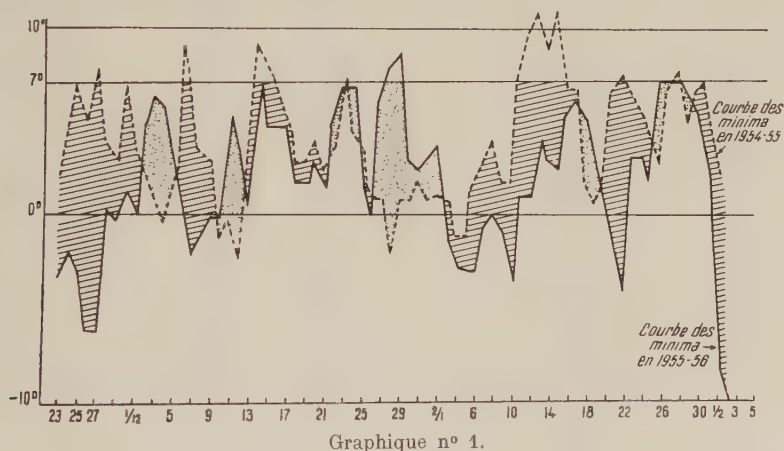
n'avait pu s'exercer sur le nid, nous avons essayé de déterminer dans quelle mesure et de quelle manière ce facteur jouait dans l'approfondissement de la « quiescence » des fourmis en hibernation.

1. — Action des températures minima.

La première idée venant à l'esprit était que ce sont les minimums de température qui jouent le rôle principal. Plus la température s'abaisse, plus l'engourdissement des fourmis serait profond.

Nous avons donc dressé le tableau comparé des températures minima (températures relevées au thermomètre enregistreur) pour les périodes correspondant au plein de la période d'hibernation des années 1954-1955 et 1955-1956. Les réveils partiels (fourmis sur les pistes) ont eu lieu pour la période 1955-1956 : le 28 décembre 1955, le 26 janvier 1956, le 1^{er} mars 1956 (1).

En 1954-1955, il n'y en a pas eu. L'hibernation a été rompue pour la première période le 20 mars 1955, et pour la deuxième le 17 mars 1956.



Or, si nous portons sur un même graphique (graphique n° 1. En abscisses : les dates. En ordonnées : températures minima en degrés) la courbe des minimums du 23 novembre 1954 au 2 février 1955 et celle des minimums du 23 novembre 1955 au 2 février 1956, en les superposant ; si nous mesurons au planimètre les différences des aires limitées par ces deux courbes et par la droite correspondant à l'ordonnée 7° [température marquant l'arrêt de l'activité collective des colonies (J. SOULIÉ, 1955)], nous trouvons comme résultats :

Aires hachurées (1955-1956) : 259.

Aires pointillées (1954-1955) : 83.

(1) Ce dernier réveil étant très tardif n'a pas été pris en ligne de compte dans cette note, car il aurait fallu allonger outre mesure les tableaux comparés de température. Nous tenions cependant à le signaler.

TABLEAU COMPARÉ DES TEMPÉRATURES MINIMA.

Le premier chiffre en degrés est celui de la période 1954-1955 ; le deuxième, celui de la période 1955-1956.

1954	1955	1955	1956
23-11 : 2°	23-11 : 3°	1-1 : 1°	1-1 : 3°
24-11 : 4°	24-11 : — 2°	2-1 : 1°	2-1 : 3°,5
25-11 : 7°	25-11 : — 3°	3-1 : 1°	3-1 : — 1°
26-11 : 5°	26-11 : — 6°	4-1 : — 1°	4-1 : — 2°,5
27-11 : 8°	27-11 : — 6°	5-1 : — 1°	5-1 : — 3°
28-11 : 4°	28-11 : 0°,5	6-1 : 2°	6-1 : — 3°
29-11 : 3°	29-11 : 0°	7-1 : 3°	7-1 : — 1°,5
30-11 : 7°	30-11 : 1°,5	8-1 : 4°	8-1 : 0°
1-12 : 3°,5	1-12 : 0°,5	9-1 : 2°	9-1 : — 1°
2-12 : 2°	2-12 : 5°	10-1 : 2°	10-1 : — 3°,5
3-12 : 1°	3-12 : 7°,5	11-1 : 8°	11-1 : 1°
4-12 : 0°	4-12 : 7°	12-1 : 10°	12-1 : 1°
5-12 : 2°	5-12 : 4°	13-1 : 11°	13-1 : 4°
6-12 : 9°	6-12 : 1°	14-1 : 9°	14-1 : 3°
7-12 : 5°	7-12 : — 2°	15-1 : 11°	15-1 : 2°,5
8-12 : 3°,5	8-12 : — 1°	16-1 : 7°	16-1 : 5°,5
9-12 : 3°	9-12 : 0°	17-1 : 7°	17-1 : 6°
10-12 : — 1°	10-12 : 0°	18-1 : 2°	18-1 : 5°,5
11-12 : 0°	11-12 : 5°,5	19-1 : 1°	19-1 : 4°
12-12 : — 2°	12-12 : 4°	20-1 : 2°	20-1 : 1°
13-12 : 5°	13-12 : 1°	21-1 : 7°	21-1 : — 2°
14-12 : 9°	14-12 : 7°	22-1 : 7°,5	22-1 : — 4°
15-12 : 8°	15-12 : 5°	23-1 : 7°	23-1 : 3°
16-12 : 7°	16-12 : 5°	24-1 : 6°	24-1 : 3°
17-12 : 6°	17-12 : 5°	25-1 : 4°,5	25-1 : 2°
18-12 : 3°,5	18-12 : 2°	26-1 : 3°	26-1 : 7°
19-12 : 3°	19-12 : 2°	27-1 : 6°,5	<i>Réveil partiel.</i>
20-12 : 4°	20-12 : 3°	28-1 : 7°,5	27-1 : 7°
21-12 : 2°	21-12 : 2°	29-1 : 5°	28-1 : 7°
22-12 : 4°	22-12 : 5°	30-1 : 7°	29-1 : 6°
23-12 : 7°,5	23-12 : 7°	31-1 : 8°	30-1 : 5°
24-12 : 5°	24-12 : 7°	1-2 : 5°	31-1 : 2°
25-12 : 2°	25-12 : 3°	2-2 : 2°,5	1-2 : — 7°,5
26-12 : 1°	26-12 : 0°		2-2 : — 10°,5
27-12 : 1°	27-12 : 6°		
28-12 : — 2°	28-12 : 8°		
	<i>Réveil partiel.</i>		
29-12 : 1°	29-12 : 8°,5		
30-12 : 1°	30-12 : 3°,5		
31-12 : 2°	31-12 : 2°,5		

Donc, dans l'ensemble, contrairement à ce que l'on pouvait attendre à priori en observant les réveils partiels, les températures se sont abaissées beaucoup moins en 1954-1955 (où il n'y a eu aucun réveil) qu'en 1955-1956 (où l'on observe des réveils partiels à trois reprises). Ces réveils de 1955-1956 ne sont pas dus à un moindre engourdissement, fonction de minimums moins poussés.

2. — Action des températures moyennes.

On pouvait penser aussi à l'action moyenne de la température, en supposant que les réveils partiels étaient dus à un adoucissement général des conditions de température en 1955-1956.

Nous avons dressé, dans les mêmes conditions que pour les températures minima, le tableau comparatif des températures moyennes pour les deux périodes considérées.

Portons sur un même graphique (graphique n° 2) les courbes des températures moyennes 1954-1955 et 1955-1956 du 23 novembre au 2 février,

TABLEAU COMPARÉ DES TEMPÉRATURES MOYENNES

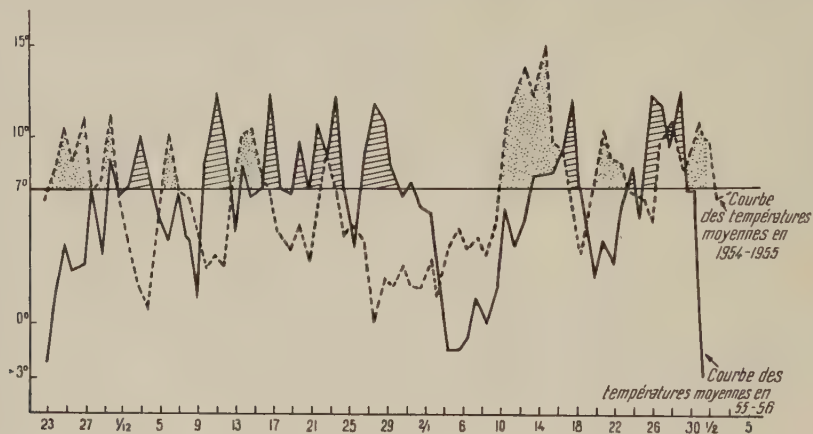
1954	1955	1955	1956
23-11 : 6°,75	23-11 : — 2°,5	1-1 : 2°	1-1 : 7°,5
24-11 : 8°,25	24-11 : 1°,5	2-1 : 2°	2-1 : 6°,25
25-11 : 10°,25	25-11 : 4°	3-1 : 3°,25	3-1 : 6°
26-11 : 8°,5	26-11 : 2°,75	4-1 : 1°	4-1 : 2°,25
27-11 : 10°,75	27-11 : 3°	5-1 : 4°	5-1 : — 1°,5
28-11 : 7°	28-11 : 6°,75	6-1 : 5°	6-1 : — 1°,5
29-11 : 7°,75	29-11 : 3°,75	7-1 : 4°	7-1 : — 0°,75
30-11 : 11°	30-11 : — 9°,25	8-1 : 4°,5	8-1 : 1°,25
1-12 : 6°,25	1-12 : 6°,75	9-1 : 3°,5	9-1 : 0°,25
2-12 : 4°	2-12 : 7°,5	10-1 : 5°,5	10-1 : 1°,75
3-12 : 2°	3-12 : 10°	11-1 : 10°,75	11-1 : 5°,75
4-12 : 1°	4-12 : 8°	12-1 : 12°	12-1 : 4°
5-12 : 5°,5	5-12 : 6°	13-1 : 13°,5	13-1 : 5°,5
6-12 : 10°	6-12 : 4°,25	14-1 : 12°	14-1 : 7°,75
7-12 : 7°,5	7-12 : 6°,75	15-1 : 14°,5	15-1 : 7°
8-12 : 6°,75	8-12 : 4°,5	16-1 : 9°,5	16-1 : 8°
9-12 : 5°	9-12 : 1°,25	17-1 : 9°	17-1 : 9°,25
10-12 : 3°	10-12 : 8°,5	18-1 : 6°,5	18-1 : 11°,5
11-12 : 3°,5	11-12 : 12°,25	19-1 : 3°,5	19-1 : 7°
12-12 : 3°	12-12 : 10°	20-1 : 6°,5	20-1 : 2°,5
13-12 : 7°,75	13-12 : 4°,75	21-1 : 10°	21-1 : 4°,25
14-12 : 10°	14-12 : 8°,5	22-1 : 8°,75	22-1 : 3°
15-12 : 10°,5	15-12 : 6°,75	23-1 : 8°,5	23-1 : 6°,5
16-12 : 8°	16-12 : 7°	24-1 : 7°	24-1 : 8°
17-12 : 7°	17-12 : 12°,25	25-1 : 7°	25-1 : 5°,5
18-12 : 4°,75	18-12 : 7°,25	26-1 : 5°,5	26-7 : 12°
			<i>Réveil partiel.</i>
19-12 : 4°	19-12 : 4°	27-1 : 9°,5	27-1 : 11°,5
20-12 : 5°,25	20-12 : 9°,75	28-1 : 10°,75	28-1 : 9°,25
21-12 : 3°,25	21-12 : 7°	29-1 : 8°,5	29-1 : 12°
22-12 : 6°,75	22-12 : 10°,5	30-1 : 9°	30-1 : 7°
23-12 : 9°	23-12 : 9°,25	31-1 : 10°,5	31-1 : 7°
24-12 : 7°	24-12 : 12°	1-2 : 9°,5	1-2 : — 2°,75
25-12 : 4°,5	25-12 : 6°,5	2-2 : 6°,5	2-2 : — 6°,75
26-12 : 5°	26-12 : 4°		
27-12 : 4°,25	27-12 : 9°,5		
28-12 : 0°	28-12 : 11°,75		
	<i>Réveil partiel.</i>		
29-12 : 2°,5	29-12 : 10°,75		
30-12 : 2°	30-12 : 8°,25		
31-12 : 3°	31-12 : 6°,75		

comme nous l'avons fait pour les courbes des minimums. Mesurons les différences des aires limitées par ces deux courbes et par la droite d'ordonnée 7° ; nous trouvons :

Aires hachurées (1955-1956) : 79,5.

Aires pointillées (1954-1955) : 80,5.

Dans l'ensemble (compte tenu des erreurs dans la mesure des aires au planimètre), les températures moyennes ont été les mêmes pendant les deux périodes considérées (si les erreurs vont dans le même sens),



Graphique n° 2.

et même ces températures ont été un peu plus élevées pendant l'hiver 1954-1955 (si les erreurs vont en sens contraire), période pendant laquelle il n'y a pas eu de réveils partiels.

Ce n'est donc pas l'action de ces températures moyennes qui permet d'expliquer ces phénomènes.

3. — Action des températures maxima.

Il ne restait plus qu'à examiner l'incidence des maximums de température pendant les deux périodes d'hibernation considérées.

De la même façon que précédemment (graphiques 1 et 2) portons sur une même figure (graphique n° 3) les courbes des maxima de température pour l'hiver 1954-1955 et l'hiver 1955-1956. Mesurons la différence des aires limitées par ces courbes et la droite d'ordonnée 7° :

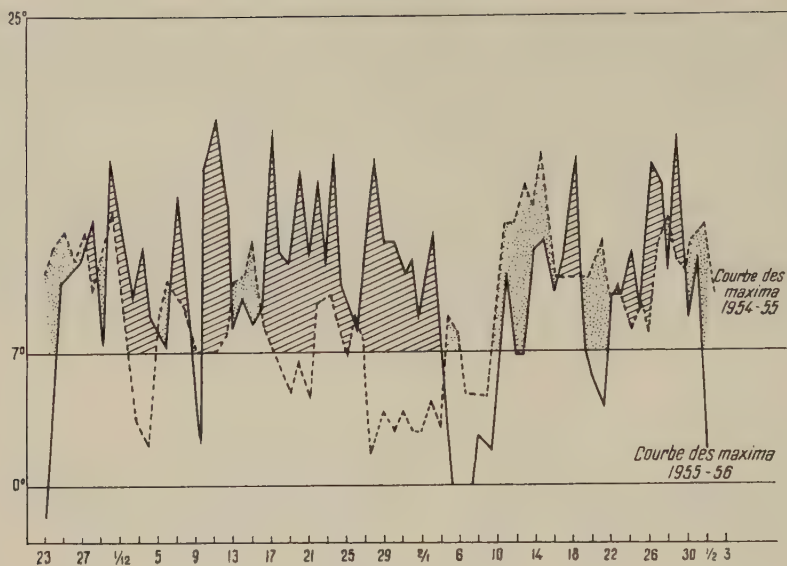
Aires hachurées (1955-1956) : 230,5.

Aires pointillées (1954-1955) : 109.

La seule explication possible des réveils partiels durant la période d'hibernation 1955-1956 est donc l'influence des maximums de température. Comme nous l'avons déjà montré dans des notes précédentes (J. SOULIÉ, 1956), ce sont aussi les maximums de température (mais entraînant dans ce cas des passages de la température par l'optimum thermique), qui déterminent la rupture de l'hibernation. Nous rejoignons et confirmons ici l'idée de l'« impulsion thermique » formulée dans ces notes. Les modifications au comportement actif ou passif des fourmis (tout au moins pour l'espèce considérée) sont sous la dépendance de chocs thermiques répétés (quand ces chocs se manifestent dans le sens d'une élévation de température).

TABLEAU DES TEMPÉRATURES MAXIMA.

1954	1955	1955	1956
23-11 : 11°,5	23-11 : — 2°	1-1 : 3°	1-1 : 12°
24-11 : 12°,5	24-11 : 5°	2-1 : 3°	2-1 : 9°
25-11 : 13°,5	25-11 : 11°	3-1 : 4°,5	3-1 : 13°
26-11 : 12°	26-11 : 11°,5	4-1 : 3°	4-1 : 7°
27-11 : 13°,5	27-11 : 12°	5-1 : 9°	5-1 : 0°
28-11 : 10°	28-11 : 14°	6-1 : 8°	6-1 : 0°
29-11 : 12°,5	29-11 : 7°,5	7-1 : 5°	7-1 : 0°
30-11 : 15°	30-11 : 17°	8-1 : 5°	8-1 : 2°,5
1-12 : 9°	1-12 : 14°	9-1 : 5°	9-1 : 2°
2-12 : 6°	2-12 : 10°	10-1 : 9°	10-1 : 7°
3-12 : 3°	3-12 : 12°,5	11-1 : 13°,5	11-1 : 10°,5
4-12 : 2°	4-12 : 9°	12-1 : 14°	12-1 : 7°
5-12 : 9°	5-12 : 8°	13-1 : 16°	13-1 : 7°
6-12 : 11°	6-12 : 7°,5	14-1 : 15°	14-1 : 12°,5
7-12 : 10°	7-12 : 15°,5	15-1 : 18°	15-1 : 13°
8-12 : 9°	8-12 : 10°	16-1 : 12°	16-1 : 10°,5
9-12 : 7°	9-12 : 2°,5	17-1 : 11°	17-1 : 12°,5
10-12 : 7°	10-12 : 17°	18-1 : 11°	18-1 : 17°,5
11-12 : 7°	11-12 : 19°	19-1 : 6°	19-1 : 10°,5
12-12 : 8°	12-12 : 16°	20-1 : 11°	20-1 : 4°
13-12 : 10°,5	13-12 : 8°,5	21-1 : 13°	21-1 : 10°,5
14-12 : 11°	14-12 : 10°	22-1 : 10°	22-1 : 10°
15-12 : 13°	15-12 : 8°,5	23-1 : 10°	23-1 : 10°
16-12 : 9°	16-12 : 9°	24-1 : 8°	24-1 : 8°
17-12 : 8°	17-12 : 19°,5	25-1 : 9°,5	25-1 : 9°
18-12 : 6°,6	18-12 : 12°,5	26-1 : 8°	26-1 : 17°
			<i>Réveil partiel.</i>
19-12 : 5°	19-12 : 11°,5	27-1 : 12°,5	27-1 : 16°
20-12 : 6°,5	20-12 : 16°,5	28-1 : 14°	28-1 : 11°,5
21-12 : 4°,5	21-12 : 12°	29-1 : 12°	29-1 : 18°
22-12 : 9°,5	22-12 : 16°	30-1 : 11°	30-1 : 9°
23-12 : 10°,5	23-12 : 11°,5	31-1 : 13°	31-1 : 12°
24-12 : 9°	24-12 : 17°	1-2 : 14°	1-2 : 2°
25-12 : 7°	25-12 : 10°	2-2 : 10°,5	2-2 : — 3°
26-12 : 9°	26-12 : 8°		
27-12 : 7°,5	27-12 : 13°		
28-12 : 2°	28-12 : 15°,5		
	<i>Réveil partiel.</i>		
29-12 : 4°	29-12 : 13°		
30-12 : 3°	30-12 : 13°		
31-12 : 4°	31-12 : 11°		



Graphique n° 3.

Résumé.

On assiste à des réveils partiels lors d'une période d'hibernation dans une fourmilière de *Cremastogaster scutellaris* quand les passages par des maximums thermiques sont fréquents et cela quels que soient les minimums thermiques auxquels la colonie en hibernation est soumise. Les températures moyennes, par contre, ne jouent aucun rôle dans ces réveils.

Summary.

During the hibernation, in artificial nests, of two species of ants *Cremastogaster scutellaris* OL. et *auberti* EM., we have observed that the action of some outward factors such as alteration of nest moisture, quick nest removals, air admittance into the nest... led to a temporary and partial resumption of activity from ant workers. We suggest to call these phenomena: "partial dozing disruption".

Observations, under natural conditions, for a nest of *Cr. scutellaris* have been made extending over two periods of hibernation (winters 1954-55 and 55-56). Partial dozing disruptions have only been ascertained for winter 1955-56. We have therefore endeavoured to find out if an explanation of their behaviour different in both cases could be found in temperature action which, as we have shown in previous notices, is the main regulator of collective activity for workers of *Cr. scutellaris*.

We have been able to show that partial dozing disruptions during

hibernation time in an ant nest of *Cr. scutellaris* may be observed when temperature passes through frequently repeated maximums, whatever the minimums are, which the colony in hibernation is submitted to. Average temperatures on the contrary play no part in these dozing disruptions.

Zusammenfassung,

Bei *Crematogaster scutellaris* OL. und *auberti* EM., welche in künstlichen Nestern gehalten wurden, konnten während der Ueberwinterung die Einflüsse gewisser äußerer Faktoren wie Feuchtigkeitsänderungen, plötzliche Umstellung der Nester, Zufuhr frischer Luft in den Nestern usw. beobachtet werden, was eine momentane und teilweise Wiederaufnahme der Tätigkeit durch die Arbeiterinnen zur Folge hatte. Für dieses Phänomen möchten wir die Bezeichnung « vorübergehendes Erwachen » vorschlagen.

Während zweier Ueberwinterungsperioden, nämlich Winter 1954-55 und 1955-56 wurden auch natürliche Nester von *Cr. scutellaris* beobachtet. Vorübergehendes Erwachen wurde nur während des Winters 1955-56 festgestellt. Es wurde untersucht, ob dieses Verhalten temperaturbedingt sei, da ja, wie wir in früheren Publikationen zeigen konnten, die Temperatur der wichtigste Regulator der gemeinsamen Tätigkeit der Arbeiterinnen von *Crematogaster scutellaris* ist. Wir haben folgendes festgestellt : vorübergehendes Erwachen während einer Ueberwinterungsperiode kommt im Staat von *Cr. scutellaris* dann vor, wenn das Nest wiederholt Temperaturmaxima ausgesetzt ist und zwar ist es dabei ganz gleich, welches die Temperaturminima seien, in denen sich die überwinternde Kolonie sonst befindet. Mittlere Temperaturen hingegen können ein vorübergehendes Erwachen nicht hervorrufen.

BIBLIOGRAPHIE.

1955. SOULIÉ (J.). — Facteurs du milieu agissant sur l'activité des colonies de récolte chez la fourmi *Crematogaster scutellaris* OL. (*Insectes sociaux*, **2**, **2**, 173-177). — 1956 a. La nidification chez les espèces françaises du genre *Crematogaster* LUND. (*Insectes sociaux*, **3**, **1**, 93-105). — 1956 b. Action des facteurs du milieu sur le déclenchement et la rupture de l'état d'hibernation chez *Crematogaster scutellaris* OL. (*C. R. séances Soc. biol.*, **149**, **3**, 806-808). — 1956 c. Le déclenchement et la rupture de l'état d'hibernation chez *Crematogaster scutellaris* O. (*Insectes sociaux*, **3**, **3**, 431-438).

POPULATIONS OF ANTS IN A MISSOURI WOODLAND

by

Mary TALBOT

(Lindenwood College, St. Charles, Missouri.)

In 1952 A. E. HEADLEY published a paper on the number of species and the abundance of colonies of ants nesting in the soil of a small locust woods in northern Ohio. The present report, representing a similar study made in St. Charles County, Missouri, during the fall, winter, and spring months of 1950 to 1953, will include some population records and an account of hibernating conditions.

Droste woods was a small, rather deep, mixed oak-hickory growth whose trees were primarily red and white oak (*Quercus rubra* L. and *Q. alba* L.), hickory (*Carya ovata* [Mill.] K. Koch), walnut (*Juglans nigra* L.), elm (*Ulmus americana* L.), linden (*Tilia americana* L.), sassafras (*Sassafras albidum* [Nutt.] Nees), and pawpaw (*Asimina triloba* [L.] Dunal). At one place the pawpaws formed a thicket beneath the taller trees, and this part of the woods was selected for the study. Beneath the pawpaws was a lower stratum of shrubs and vines: coralberry (*Symphoricarpos orbiculatus* Moench), elderberry (*Sambucus canadensis* L.), Virginia creeper (*Parthenocissus quinquefolia* [L.] Planch.), grape (*Vitis* sp.), and bittersweet (*Celastrus scandens* L.). Herbs were of the spring-blooming type: spring-beauty (*Claytonia caroliniana* Michx.), dutchman's breeches (*Dicentra Cucullaria* [L.] Bernh.), mandrake (*Podophyllum peltatum* L.), sessile trillium (*Trillium sessile* L.), and bedstraw (*Galium* sp.). Leaf cover was rather heavy, but numerous twigs kept it from packing solid. The soil was loose and black for a depth of three to five inches, then more solid clay-loam, then hard, yellow clay at six or eight inches.

Between September, 1950, and May, 1953, forty plots of soil, each measuring a yard square, were dug and the number of colonies present was recorded. Plots were selected at any convenient place on the slope which would avoid large tree roots. Conditions were uniform enough so that no important differences were noted.

The first plots (September, 1950) were dug six inches deep, but depth was increased to twelve inches by November. When digging was resumed in the fall of 1952, plots were dug deeper, fifteen to seventeen inches, to see if increasing dryness of the soil due to drought conditions was causing the ants to move farther away from the surface. These depths seemed

ample, revealing all of the chambers of species forming small colonies and the top chambers of those which formed larger ones.

Before digging began, each square yard was staked and cleared of debris, foraging ants were recorded, and colonies were looked for in twigs, hickory nuts, and acorns. Then the soil was cut away, a thin sheet at a time. This had to be done carefully and slowly, for often it was cold enough so that ants were moving little or not at all and consequently were hard to see.

Sixteen species (Table I) were found nesting in the forty plots (1). A cursory study of the surface, by watching for foraging ants and turning over leaves and twigs, would probably have revealed only seven species. Workers of *Aphaenogaster* (*Attomyrma*) *rudis* Emery were usually numerous on the surface, while *Prenolepis imparis* (Say), *Leptothorax curvispinosus* Mayr, *Crematogaster* (*Acrocoelia*) *cerasi* Fitch, *Camponotus ferruginea* (Fabricius), and *Aphaenogaster* (*Attomyrma*) *fulva* Roger patrolled the ground regularly but were not abundant. Slave-making raids of *Harpagoxenus americanus* (Emery) might also have been seen at certain times. Three more species could have been found by opening acorns, hickory nuts and twigs. These were *Smithistruma rostrata* Emery, *Myrmecina americana* Emery, and *Ponera coarctata pennsylvanica* Buckley. The six remaining species, *Amblypone pallipes* (Haldeman), *Proceratium silaceum* Roger, *Sysphincta pergandei* Emery, and the three species of *Stenamma* (*impar* Forel, *schmittii* Wheeler, and *meridionale* M. R. Smith) probably would have been missed had there been no digging. On the plots there were two species which foraged but had no nests. Only one worker of *Myrmica punctiventris* Roger was found, but a number of *Camponotus pennsylvanicus* (DeGeer) workers travelled over five plots from a nest in a large log some distance away.

Two hundred and four colonies were found in the 40 plots—a mean of 5.1 colonies per square yard. *Aphaenogaster* (*Attomyrma*) *rudis* was by far the most numerous, with 62 colonies. *Ponera coarctata pennsylvanica* and *Amblypone pallipes* had 40 and 39 colonies respectively. The rare species, found only once or twice, were *Proceratium silaceum*, *Sysphincta pergandei*, *Stenamma meridionale*, *Harpagoxenus americanus*, and *Smithistruma rostrata*.

Since colony size varies so much from species to species, the total population of ants in a given area cannot be estimated unless the mean size of colony for each species is known. This was not achieved in the present study, but some data have been accumulated toward this end. Previous studies of 72 colonies of *Aphaenogaster rudis* in this same woods (Talbot, 1951) gave a mean of 738 individuals for this species and a study of 20 colonies of *Prenolepis imparis* (Talbot, 1943) indicated that an average colony is composed of about 1500 individuals. To add to this

(1) Names of ants follow Creighton (1950) with the following exceptions: *Camponotus ferruginea* for *C. pennsylvanica ferruginea*, *Smithistruma* for *Strumigenys*, *Crematogaster cerasi* for *C. lineolata*, *Amblypone* for *Stigmatomma*.

NUMBERS OF COLONIES OF ANTS FOUND IN 40 PLOTS IN A MIXED OAK-HICKORY WOODS.

Colonies in 40 Plots.	Plots Containing Colonies.
3-26-53	
4-16-53	
4-21-53	
4-28-53	
5-8-53	

type of record, counts were made whenever it seemed that complete colonies had been found. Since colonies were dug only during autumn, winter, and spring, populations of most species were smaller than they would be in the summer, and in all cases there were not enough records to establish a reliable mean. For example, the seven colonies of *Leptothorax curvispinosus* gave a mean of 116, while Headley (1943) found a mean of 235 for this species.

Ant species are not uniform in the developmental stages which are over-wintered. Table II gives the range of variation found in the ants of Droste woods.

TABLE II

DEVELOPMENTAL STAGES OF ANTS OVERWINTERED IN A MISSOURI WOODS.

- I. Nest queens and workers only:
Ponera coarctata pennsylvanica.
- II. Nest queens, workers, males and females, but no brood:
Prenolepis imparis.
- III. Nest queens, workers, larvæ, and eggs:
Aphaenogaster rudis.
Aphaenogaster fulva.
- IV. Nest queens, workers, and larvæ:
Amblyopone pallipes.
Proceratium silaceum.
Sysphincta pergandei.
Stenamma impar.
Stenamma schmittii.
Stenamma meridionale.
Crematogaster cerasi.
Myrmecina americana.
Leptothorax curvispinosus.
Harpagoxenus americanus.
Smithistruma rostrata.

Camponotus ferrugineus was not collected during hibernation at Droste woods, but other records indicate that it would form a separate category, overwintering larvæ and also males and females.

Aphaenogaster rudis was by far the most abundant species, being found 62 times in 33 of the 40 plots. Furthermore, colonies were larger than those of most other species. A previous study (Talbot, 1951) made in the pawpaw thicket showed a mean of 738 individuals of which 325 were workers. Thus each square yard would support a mean of 1.55 colonies, and 514.7 workers would patrol each square yard, gathering food for 1143.9 individuals. *Aphaenogaster* was peculiar in that it overwintered eggs as well as larvae, and ten collections made during hibernation in 1947, 1948, and 1949 gave a mean of 316 eggs per colony. Nests consisted of from one to nine chambers and extended as deep as nineteen inches. However, the mean depth of chambers during winter was about ten inches. In the plot study no attempt was made to excavate whole nests, but the depth of first chambers was recorded to see how

near the surface ants remain during the winter. In six collections made between October, 1950 and March, 1951, first chambers ranged from 3.8 to 8 inches deep with a mean of 4.4 inches. In 1952-53 fourteen records showed a mean of 7.9 and a range of five to twelve inches. This increased depth was probably due to increased soil dryness, not to cold (2). Total population also decreased somewhat during the dry years. In 1950-51 there were 2.3 colonies per square yard, in 1951-52 only 1.1.

First emergence of workers in the spring depended on the weather, the time varying from the middle of March to the middle of April. Cessation of activity in the fall was more gradual and more uniform, with foraging ending about the middle of October. At other times workers were always numerous at the surface, patrolling the ground ceaselessly. *A. rudis* seemed the dominant ant species, both as to numbers of colonies and individuals.

Aphaenogaster fulva was collected only once in Droste wood plots. This colony, consisting of a queen, 66 workers, 100 larvae, and 186 eggs, was found nesting in a large acorn, lying beneath leaves on the soil.

Amblypone pallipes, although inconspicuous, was abundant and widespread, being found 39 times in 24 plots. Evidently it went into hibernation early, because by September eggs had hatched into larvae and all pupae had emerged. It was also sluggish about resuming activities in the spring, for egg laying had not commenced in late April. Thus the winter population consisted primarily of larvae. Fifteen collections, which appeared to be nearly complete colonies, gave a mean of 43.3 individuals, of which 35.7 were larvae and only 5.9 were workers. However, this latter is probably an undercount, since individual workers seemed more inclined to wander away from the group than do those of more highly evolved species. There was a tendency for a colony to include more than one nest queen; one had five dealate females. Males were found only once (Sept. 6, 1950).

No colonies were found nesting above ground surface. They occupied clearly defined, smoothed chambers in the firm clay soil. Usually there was one chamber, but occasionally there would be two or three. They tended to be flat-floored, arched cavities about 1 1/4 inches long, 1/2 inch wide and 1/2 inch high.

Records of depths at which ants were found showed that they moved a bit lower for the winter and had done little moving upward in March and April.

WINTER DEPTHS OF AMBLYPONE PALLIPES.

Dates.	Mean depths— workers or larvæ.	Range.	No. of records.
September	5.3 in.	1-11 in.	14
October-February	10.5 in.	7-12 in.	18
March-April	9.9 in.	5-15 in.	12

(2) Average rainfall for Missouri is 37.9 inches a year. In 1952 rainfall was 26.7 inches, and in 1953 it was 23 inches, making 1953 the driest year on record.

The dry years of 1952-53 may have caused the ants to go a bit deeper. For ten records of depths of larvae in 1951-52 (omitting September) gave a mean depth of 8.8 inches with a range of seven to eleven inches, while in 1952-53 twelve records of larvae gave a mean depth of 10.9 inches, involving a range of five to fifteen inches. Workers seemed unaffected, averaging 9.4 inches in 1951-52 (September omitted) and 9.7 inches in 1953-54. No colony exceeded twelve inches except one which had two chambers at 14.5 and 15 inches (March 26, 1953).

Although *Ponera coarctata pennsylvanica* was encountered as often as was *Amblyopone*, the records were not as satisfactory. This was because *Ponera* did not overwinter any brood (which is easier to see than are workers), and workers were often in the upper loose, black soil where they were inconspicuous. The 40 collections were distributed over fifteen plots, and sixteen of the 40 represented isolated individuals. Pupae were still present in sixteen colonies found during September, but no other brood was seen. A few males were still in the nest during September, but winged females had left.

Ponera usually did not make well defined, easily seen chambers, for most of them lived in the crumbly soil of the surface. Most were within the first 1.5 inches, a few were between two and four inches, and a few were deeper; the deepest was ten inches. Some colonies lived above-ground in hickory nuts, acorns, twigs, and bits of wood buried beneath leaves.

Evidently *Ponera* did not adjust well to the drought of 1952-53, for the number of collections dropped markedly. A few went deeper into the soil (six to ten inches), but more moved upward. Of 28 collections made in 1950, only three were above soil level while seven of twelve collections in 1952-53 were up in nuts or twigs.

It was surprising to find three species of *Stenamma* living in Droste woods. *S. impar* was the most common, being found ten times on the plots (and twice previously during the study of *Aphaenogaster rudis* colonies). Workers were easy to see, for although they were small, they were bright colored, were clustered in well defined chambers in firm clay soil and moved slowly when disturbed. Eight collections of complete colonies averaged 108 individuals, of which half were workers. Larvae were overwintered, and a few eggs were still present in November. Chambers were fairly deep in the soil: one was four inches below the surface, but the others ranged from seven to sixteen inches with a mean depth of 10.1 inches. A typical chamber was 1/2 inch long, 3/8 inch wide, and 1/4 inch high, dome-shaped and very smooth. Usually a colony occupied only one chamber.

Stenamma schmittii was slightly less common, being collected seven times. Males and females were found in September and October. Evidently flight is late in this species. Chambers were well defined and slightly larger than those of the previous species. Four colonies had one chamber, while the remaining three occupied two, three, and four

chambers respectively. The depth of chambers ranged from five to fifteen inches, and the mean was 10.5 inches. Complete colonies were collected only four times; these gave a mean population of 227, of which 121 were workers.

Stenamma meridionale was found only once on the plots and once previously. The two colonies overwintered larvae, as did the other *Stenamma*. One occupied a chamber thirteen inches deep, and one had two chambers, ten and fifteen inches deep, in the hard, yellow clay. The colonies collected were small, being made up of sixteen and 55 individuals of which eleven and nineteen were workers.

Leptothorax curvispinosus seemed a common ant at Droste woods, because workers foraged on leaves of shrubs; but only ten colonies were found, and these were distributed over nine plots. None nested in the soil. Five were in hickory nuts, three in acorns, and two in the lower part of half standing nettle stems. Evidently colonies do not go below ground during the winter, for two of these were collected in November and January. Only larvae were overwintered, but eggs were still present as late as mid-October and were being produced again by mid-April. Pupae were not seen later than September. The seven colonies counted had a mean population of 116 individuals, of which workers averaged 62.3 and larvae 46.0. With one colony in four square yards, this gives a mean of 15.6 workers and 29 total individuals per square yard.

Crematogaster cerasi was not abundant in this deep part of the woods and never nested in the soil. However, it was found eight times nesting above the surface on the plots; five colonies were in tree twigs lying among leaves, one was in a hollow elderberry stem, one was in a small piece of wood, and one was in a half hickory nut. Two of the eight were incipient colonies. The one in the nut consisted of queen, pupae, larvae, and eggs; the other, in a small twig, was a queen with workers and pupae. From early March until mid-October, workers were occasionally found moving across the plots in a line, but they were never numerous. On November 13, 1952, several dealate females were found among leaves, indicating probable flights within the past week.

Myrmecina americana was one of the small, slow species which formed inconspicuous colonies. Eight colonies were collected, and the five counted showed a mean population of 48 with about equal numbers of workers and larvae overwintered. A colony dug on September 11 included eggs and ten males. One male was still with another colony dug September 23. Evidently flights occur in early or mid-September.

During the summer *Myrmecina* often nests at or near the surface, in and under decayed logs, in acorns, under moss, etc., but during this study all colonies were down in the soil except one which was found in an acorn on April 21. Chambers in the soil ranged in depth from $3/4$ inch to ten inches and showed a mean depth of 4.7 inches. Chambers were about $1/2$ inch by $1/2$ inch and $1/4$ inch high and were more definite when deep in the hard clay. Two colonies, nesting near the surface in Sep-

tember, had three chambers; each of the rest, nesting deeper, had only one chamber per colony.

Sysphincta pergandei was found on only two plots, and each collection consisted of a single female. One was three inches deep, in loose soil, while the other was nine inches down in solid clay. One complete colony collected previously (Sept. 7, 1949) consisted of a queen, thirteen workers, and thirteen larvae in a definite little chamber 7.5 inches deep in clay. On that same day another group of one worker and twelve larvae was found seven inches below the surface.

The one *Proceratium silaceum* collection consisted of an isolated female in a little crevice just large enough for her, eight inches down in the soil. A colony previously collected (April 6, 1949) consisted of a queen, 53 workers and 53 larvae massed together in a hollowed-out mandrake rhizome lying three inches deep in the soil.

The slave-making ant, *Harpagoxenus americanus*, was collected only twice, each time with *Leptothorax curvispinosus*. The first group was found in a hickory nut with a neat circular opening and consisted of 55 *Leptothorax* workers, one queen, and two workers of *Harpagoxenus* and eleven larvae which may have been *Harpagoxenus* or *Leptothorax*. The second group was nesting in a hollow elderberry twig lying among leaves and was composed of 255 *Leptothorax* workers, one queen, and eight workers of *Harpagoxenus* and 260 larvae.

One colony of *Smithistruma rostrata* was found in an almost whole, but easily broken, hickory nut lying beneath a thick leaf cover and another colony in a small cavity seven inches down in solid wet soil. The hickory nut contained a queen, 98 workers, and 45 larvae; the cavity held 45 workers and 22 larvae.

Prenolepis imparis is so often associated with open woods or orchards that it was surprising to collect it ten times in rather deep woods. Chambers were typical smooth domed cavities averaging about one inch long, 3/4 inch wide and 1/2 inch high. No complete colonies were dug, but a previous study (Talbot, 1943) showed that chambers may vary in number from six to 39 and depths of nests from eighteen inches to four feet. This same study gave a mean per colony of 1519 individuals of which 1176 were workers. If the Droste woods colonies were of approximately the same size, there would be a total of 38 individuals, including 29 workers for each square yard. This is a sparse population for the species. *Prenolepis imparis* overwinters males and females which fly on the first warm days of spring when the temperature reaches 70° F. Dates of flights vary greatly from year to year, but they correlate quite accurately with the growth of plants. Flight dates in St. Charles, two miles away, were as follows: 1951—March 6, 23, April 14, 17, 18; 1952—March 29, 30, April, 1, 7, 8; 1953—March 13, 14, 18, 20, 21.

Camponotus ferruginea workers frequently foraged over the plots from a colony in a large log some distance away. One incipient colony was found on a plot. It consisted of a queen in a little cavity in a piece of soft wood.

Summary.

Populations of ants were studied in a mixed oak-hickory woods in St. Charles County, Missouri. Forty plots of soil, each measuring a yard square, were dug during the fall, winter, and spring, and records were kept of the species of ants, number of colonies, types of nests and hibernating conditions.

Sixteen species of ants, making up 204 colonies, were found in the plots. The common species were *Aphaenogaster rudis* (62 colonies), *Ponera coarctata pennsylvanica* (40 colonies), and *Amblypone pallipes* (39 colonies). Rare, underground species found by this method included *Sysphincta pergandei*, *Proceratium silaceum*, and a new species of *Stenamma* (*S. meridionale*).

Zusammenfassung.

Bevölkerungen der Ameisen eines Mischwaldes von Eichen und nord-amerikanischer Wallnuszäumen in St. Charles County, Missouri wurden untersucht. Vierzig Grundstücke, je ein Meter quadrat wurden während des Herbstes, des Winters, und des Frühlings ausgegraben, und schriftliche Berichte über die Spezies der Ameisen, Zahl der Kolonien, Grundform der Neste, und Zustände für Winterschlaf aufgezeichnet.

Es gab in diesen Grundstücken sechzehn Spezies in 204 Kolonien der Ameisen. Die gewöhnlichen Spezies waren *Aphaenogaster rudis* (62 Kolonien), *Ponera coarctata pennsylvanica* (40 Kolonien), und *Amblypone pallipes* (39 Kolonien). Seltene Untergrundspezies durch diese Methode gefunden schlieszen *Sysphincta pergandei*, *Proceratium silaceum*, und eine Spezies der *Stenamma* (*S. meridionale*) ein.

Résumé.

L'auteur étudie de nombreuses populations de fourmis, habitant un bois composé de chênes et de hickorys dans le comté de St. Charles, État du Missouri. Au cours de l'automne, de l'hiver et du printemps, on pratiqua des fouilles dans quarante parcelles de terre, d'un mètre carré chacune, en notant les observations suivantes : espèces de fourmis, nombre de colonies, genres de nids et conditions d'hivernation.

Parmi les 204 colonies découvertes dans les parcelles, on trouva seize espèces de fourmis. Les espèces communes étaient : *Aphaenogaster rudis* (62 colonies), *Ponera coarctata pennsylvanica* (40 colonies) et *Amblypone pallipes* (39 colonies). Parmi les espèces rares et souterraines trouvées par ce procédé, il y avait *Sysphincta pergandei*, *Proceratium silaceum* et une nouvelle espèce de *Stenamma* (*S. meridionale*).

LITERATURE CITED.

1950. CREIGHTON (W. S.). — The ants of North America (*Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard College*, **104**).
1943. HEADLEY (A. E.). — Population studies of two species of ants, *Leptothorax longispinosus* Roger and *Leptothorax curvispinosus* Mayr (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, **36**, 743-753). — 1952. Colonies of ants in a locust woods (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, **45**, 435-442).
1943. TALBOT (M.). — Population studies of the ant, *Prenolepis imparis* Say (*Ecology*, **24**, 31-44). — 1951. Populations and hibernating conditions of the ant, *Aphænogaster (Attomyrma) rudis* Emery (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, **44**, 302-307).
-

LA FORME DES CELLULES ROYALES CHEZ LES ABEILLES

par

M. VUILLAUME

*(Laboratoire de Biologie Animale, S. P. C. N., Faculté des Sciences de Rennes
et Station de Recherches apicoles de Bures-sur-Yvette, Seine-et-Oise.)*

L'Abeille représente pour beaucoup le symbole de la perfection. Elle travaille avec une précision étonnante, respectant dans ses constructions des normes qui nous semblent idéales.

Ce comportement très rigide lui est-il imposé par des besoins vitaux ou bien peut-elle s'accommoder de conditions autres ?

Au cours d'une étude des facteurs d'élevage de reines (M. VUILLAUME), nous avons envisagé particulièrement l'action de la forme des cupules ou ébauches artificielles de cellules royales dans lesquelles sont déposées les jeunes larves destinées à donner des reines.

Dans un élevage naturel de reines, les cellules royales terminées ont une forme bien définie. Elles sont toujours tronconiques, de 8 mm de grand diamètre et 5 mm de petit diamètre, pendantes, l'ouverture dirigée vers le bas, et font saillie hors des rayons ou aux bords de ceux-ci. Ces cellules sont constituées en général à partir de cellules d'ouvrières, hexagonales, horizontales, de 2,5 mm d'apothème, contenant de jeunes larves et mises en train au moment où apparaît dans la ruche le besoin d'élever une reine.

Une seule fois, nous avons trouvé une cellule royale naturelle operculée, en position horizontale : un obstacle avait sans doute obligé les abeilles à construire suivant un mode qui ne leur est pas habituel. Nous avons réussi, à la suite de cette observation, à faire construire une série de cellules royales horizontales en plaçant les cupules artificielles à 0,5 cm au-dessus d'un obstacle de métal.

Malgré cette constance de forme remarquable, les cellules royales varient quant à leur volume intérieur. D'après KOMAROV, il est en moyenne de 824 mm³, mais il peut descendre jusqu'à 295.

Comment les abeilles se comportent-elles devant des cupules dont la forme ne correspond pas à la forme habituelle à laquelle elles se soumettent dans la nature ?

Si nous plaçons dans une ruche orpheline des larves dans des cupules hexagonales, de 3 mm d'apothème, elles les édifient en cellules royales sans modifier la forme de leur base. Elles ajoutent simplement un « chapeau » de cire normal, tronconique. La nature du fond plat ou rond influe seulement sur le pourcentage des acceptations : le fond rond étant toujours préféré au fond plat. On observe le même phénomène avec des cupules à section carrée (M. VUILLAUME). Les cupules à section ronde de 8 mm de diamètre sont acceptées et construites de la même manière,

c'est-à-dire allongées par adjonction d'un « chapeau » tronconique, la base de la cellule ayant un diamètre plus petit que celui de sa partie médiane, comme les cellules naturelles. Ce diamètre est utilisé normalement au cours de tous les élevages royaux, et correspond aux dimensions de la base des cellules royales.

Si nous présentons aux abeilles des cupules d'un diamètre plus grand (9 mm), elles les modifient immédiatement, les operculent en partie pour conserver un diamètre convenable et construire sur les bords de l'ouverture réduite un « chapeau » rigoureusement identique aux « chapeaux » normaux des cellules naturelles (voir photo n° 1).

Des résultats analogues sont obtenus en faisant accepter des larves placées non plus dans des cupules de cire, mais dans des cupules de matière plastique, dures (photo n° 1).

Celles d'un diamètre de 8 mm sont acceptées comme les cupules de cire et un chapeau normal est ajouté, tandis qu'un début d'opercule est déposé sur les cellules plus larges avant de construire le classique « chapeau ». La rigidité de la matière plastique ne suffit pas à modifier le comportement des abeilles puisqu'elles procèdent de la même manière avec des cupules de cire. Notons que des cadres artificiels construits en matière plastique (1) sont bien acceptés par les abeilles. La reine y pond et le couvain y est élevé normalement. Les abeilles y emmagasinent des provisions.

Nous avons également placé des larves à accepter dans des cupules de diamètre normal, mais de longueurs très diverses. Les cupules de cire, courtes (0,5 cm), et les cupules longues, cylindriques (2 cm), sont acceptées avec un pourcentage inférieur, dans les deux cas, à celui des cupules moyennes, longues de 8 à 10 mm.

Si nous utilisons des cupules de matière plastique tronconiques, la petite base étant collée sur la baguette porte-cellule, la larve toujours placée en position pendante, nous observons un comportement curieux des abeilles en rapport avec ce que nous avons vu au sujet du diamètre des cupules.

Les larves placées dans des moules de petits diamètres (photo n° 2) (grande base : 9 mm ; petite base : 7 mm ; longueur : 18 mm) étaient acceptées et la cellule royale terminée sans autre apport de cire que l'opercule. Quant aux moules plus larges (petit diamètre : 9 mm ; grand diamètre : 14 mm), les abeilles n'en réduisent pas le diamètre correspondant à l'ouverture de la cellule artificielle, mais elles construisent un début d'opercule à l'intérieur du tronc de cône et bâtissent une cellule royale en se servant d'une partie du moule, sur laquelle elles accolent de la cire pour terminer la cellule royale.

Nous n'avons pas placé la grande base des moules contre la baguette porte-cellule. Nous nous proposons de revenir sur ce point et espérons en obtenir des résultats aussi surprenants que les résultats actuels.

(1) Ces cadres étant de provenance allemande, il nous a été impossible jusqu'à présent d'obtenir des précisions sur leur nature chimique.

Notons qu'avec toutes ces formes auxquelles l'abeille n'est pas habituée les rendements sont faibles (pourcentages d'acceptation de l'ordre de 8 à 10 % au lieu de 50 à 90 % avec des cupules de cire normales).

Les abeilles les acceptent néanmoins en les modifiant partiellement et les ramènent vers des normes qui, sans être très strictes, ne semblent pas pouvoir varier beaucoup.

Le stimulus essentiel qui déclenche la construction des cellules royales est donc la présence de la larve beaucoup plus que la forme et la nature de la cellule où elle est placée. Les abeilles édifient autour d'elle une cellule dont *la forme de la partie surajoutée à la cupule initiale est toujours semblable, quelle que soit la forme des ébauches* sur lesquelles on les fait construire leurs cellules royales.

Signalons que la quantité de gelée royale dégoragée par les nourrices est beaucoup plus importante dans des cupules à diamètre plus grand, tandis que la présence de deux larves dans chaque cupule n'influe nullement sur le pourcentage des cellules acceptées, pas plus que sur la quantité de gelée royale dégoragée.

Cette forme finale, « idéale » semble-t-il pour les abeilles, se retrouve non seulement pour les cellules de reines, mais encore pour les cellules d'ouvrières et de mâles. Les abeilles d'une colonie à reine féconde, placées dans une ruche garnie de rayons ne comportant que des cellules de mâles, referment en partie l'ouverture hexagonale des cellules et constituent des cellules à ouverture ronde (R. DARCHEN, C. VIZIER, M. VUILLAUME). Après les modifications, le diamètre de l'ouverture correspond à celui des cellules normales d'ouvrières.

De même, des larves de mâles placées dans des cupules sont élevées par les abeilles, qui édifient de véritables cellules royales, en y dégorgeant une quantité importante de gelée royale pendant trois à quatre jours; après quoi les abeilles reconnaissent probablement la larve de mâle, ajoutent à cette cellule royale, en l'allongeant (photo n° 3), une cellule de mâle dans laquelle la larve vient se loger pour se nymphoser. Cette cellule de mâle, cylindrique, a un diamètre et une longueur semblables à ceux des cellules normales de mâles. Elle est cylindrique et non pas hexagonale, forme qui semble mieux adaptée à la forme des larves; et il nous est permis de supposer que, si les abeilles construisaient des cellules isolées, celles-ci seraient cylindriques au lieu d'être hexagonales. Cette observation sur les larves de mâles élevées dans des cellules de reines, de même que les cellules royales, toujours cylindriques parce qu'isolées, en constituent une preuve.

Il est permis de penser que si l'on obligeait les abeilles, par un artifice, à construire des cellules d'ouvrières isolées, leur forme serait ronde et non hexagonale. Nous essaierons de le vérifier dès que la saison sera redevenue favorable à ce genre d'expériences.

Pour conclure, nous devons admettre que l'abeille arrive, dans la construction des cellules royales, au cours d'élevages artificiels, à accommoder

à ses besoins des normes autres que celles qu'elle s'impose toujours. Il suffit, semble-t-il, de fournir à la larve royale un espace optimum pour que l'élevage soit entrepris. Si l'espace est trop petit (cellules hexagonales d'ouvrières ou de mâles), elles l'agrandissent, et inversement, s'il est trop grand, elles le rétrécissent. Elles réduisent ainsi l'ouverture des cupules courtes mais trop larges, en y construisant un début d'opercule. Si les cupules trop larges sont également trop longues, elles placent ce début d'opercule à l'intérieur de la cupule et construisent, à partir de ce diamètre réduit, une cellule normale en utilisant au maximum le matériau qui est mis à leur disposition.

La forme initiale (section carrée, ronde, hexagonale) ne joue qu'un rôle secondaire si la largeur ou le diamètre de la cellule est convenable. Elle influe seulement sur le pourcentage des acceptations.

Étant donnée cette faculté de régulation de l'élevage des larves dans les cellules royales et dans les cellules de mâles, on peut se demander pourquoi les abeilles abandonnent, dans un élevage royal artificiel, les larves d'ouvrières qui ne sont pas adoptées comme larves royales et pourquoi elles n'adaptent pas la forme de la cellule où est logée la larve qui pourrait donner au moins une ouvrière ?

Cet abandon, dont les pourcentages varient considérablement, dépendrait-il avant tout de l'équilibre entre substance d'acceptation et substance d'inhibition (M. VUILLAUME) ? Le fait semble probable. Nos données actuelles sont toutefois insuffisantes pour pouvoir l'affirmer sans réserves.

Fig. 1. — Action du diamètre et de la longueur des cupules sur la forme des cellules royales (la larve qui l'occupe est âgée de trois jours).

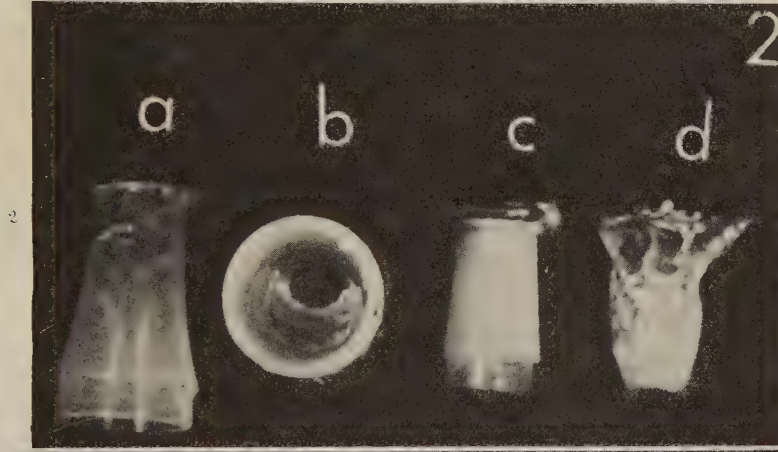
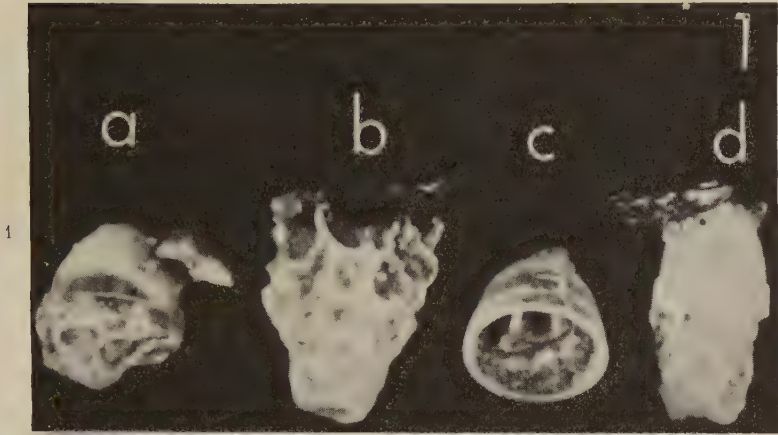
- a. Cupule de matière plastique large et courte ; le chapeau est amorcé après rétrécissement de l'ouverture de la cupule.
- b. Cupule de cire plus large que la cellule naturelle. Notez également le rétrécissement du diamètre avant l'édification du « chapeau ».
- c. Même chose qu'en a ; les abeilles referment partiellement l'ouverture avant de construire le « chapeau » classique.
- d. Cupule de matière plastique, courte et de diamètre voisin de celui d'une cellule naturelle ; le « chapeau » est construit sans adaptation préalable.

Fig. 2. — Action du diamètre et de la longueur des cupules sur la forme des cellules royales.

- a. Cupule longue de matière plastique et de diamètre plus grand que celui de la cellule naturelle. On aperçoit au quart supérieur, à l'endroit où la cupule s'élargit, l'opercule partiel (voir texte).
- b. Même chose qu'en a, mais vue de bout. L'opercule interne est très net.
- c. Cupule longue de matière plastique et de diamètre semblable à celui de la cellule naturelle.
- d. Cellule royale normale.

Fig. 3. — Larves de mâles et d'ouvrières en compétition.

- a. Cellules royales de six jours contenant une larve de mâle. Notez la présence de la loge nymphale ajoutée à la cellule royale normale.
 - b et b₁. Cellules royales normales, b₁ commençant au-dessus du trou situé au tiers supérieur.
 - c. Cupules refusées.
- (Photos C. GOILLOT.)



Summary.

The bees are able to change and adapt the form of royal artificial cells. If the opening is too wide and the cup short (the cup is the artificial sketch of the royal cell), they partially close it and build upon an usual royal cell (photo n. 1-2). If the opening is too wide and the cup too long, the partial closing is made in the inner of the cup.

The initial form (hexagonal, square or round) is without importance if the larvæ dispose in the cup, of enough space. The percentage of acceptance only is modified, but the royal larvæ correctly develop them.

Zusammenfassung.

Künstliche Weiselzellen können von den Bienen in ihrer Form geändert und angepaßt werden. Ist ihre Öffnung zu breit, so werden sie von den Bienen teilweise zugeschlossen und eine normale Weiselzelle wird darüber gebaut (Bilder 1 und 2). Ist ihre Öffnung zu breit und der Weiselbecher zu lang, so wird dieser innerlich gesperret. Die ursprüngliche Form des Weiselbeckers (sechseckig, viereckig, rund) hat keine Bedeutung soweit die Larve auf genügend Raum verfügt. Allein ändert sich der Prozentsatz der Annahmen; die Weisellarven entwickeln sich ganz normal.

BIBLIOGRAPHIE.

1951. KOMAROV (in TARANOFF et BURTOV). — *Pchelovodstvo*, 6-18, 20 E, n° 10.
1957. DARCHEN (R.), VIZIER (C.), VUILLAUME (M.). — Sur le déterminisme de la construction des cellules de mâles chez les Abeilles (*C. R. Acad. Sc.*, **14**, 1, 1957, 391-394).
1957. VUILLAUME (M.). — Contribution à la psychophysiologie de l'élevage des reines chez les Abeilles (*Insectes sociaux*, **4**, 2, 1957, 113-156).
-

THE EFFECT OF THE NUMBER OF QUEENS OF THE ANT *LASIUS FLAVUS* (FAB.) (HYM., FORMICIDAE) ON THEIR SURVIVAL AND ON THE RATE OF DEVELOPMENT OF THE FIRST BROOD

by

N. WALOFF

(Dept. of Zoology and Applied Entomology, Imperial College, London, S. W. 7.)

INTRODUCTION

There is generally only one queen in well established nests of the underground yellow ant *Lasius flavus*, but nests with several queens are also recorded. DONISTHORPE (1927, p. 260) found two, three and nine queens in populous colonies and recently I have come across nests with more than one queen on two occasions. My observations on *Lasius flavus* have been made at the Imperial College Field Station at Sunninghill, Berkshire, where the soil is of light sandy—gravel with local mixtures of clay and the vegetation is of the acid—grassland type. There are extensive areas with the nests of *L. flavus*, with some of the larger less disturbed hills approximating to 30 cm. in height. In one of these areas a populous nest 15 cm. high was dug up on 26.IX.52 and 2 ♀ were found under a stone; another nest 15 cm. high and 45 cm. in diameter dug up on 6.VII.53 had several thousands of workers, many pupæ and sexual pupæ and three ♀ in a cell under a group of small stones 10 cm. below the surface. These queens had large distended gasters, appeared worn and were far less mobile than the young queens.

Although the occurrence of several queens in well established nests of *L. flavus* must be considered as rare, cooperation between groups in nest—foundation is not uncommon and numerous records have been listed by DONISTHORPE (1927), EIDMANN (1931) and WASMANN (1910). There appears to be no adult reproductive diapause, or if it exists it is of a very short duration, as the first batches of eggs in the artificial nests at room temperature were usually laid 2-4 weeks after flight and DONISTHORPE (1927, p. 259) states that the first eggs are laid in September. In 1952 and 1954 numerous queens were dug up in September, some with eggs larvæ or even workers. In 1952 the main flight was early, 19-20.VII., in 1954 it occurred in August, but the exact date is unknown. The numbers of queens dug up from their hibernation sites and the state of their brood are given in Table 1, where all the workers listed were micrergates. The queens were generally found in small bare patches of soil in grassland. They were 5-6 cm. below the surface, often in cells under stones 5 cm. or more in length. These hibernation sites which may become the sites of nest foundation are usually in fairly loose soil, in some instances overgrown by moss or small tufts of *Agrostis tenuis* or *Holcus* with straggling diffuse roots. At no time have the queens been found amongst dense root tufts, such as those of *Festuca rubra*.

After flight the dealated queens may enter the small crevices in the soil, or participate in active digging of new burrows. On 4.VIII.53 queens after flight were observed on a previously prepared square metre plot of bare soil on a sloping grassland. The

TABLE 1. — THE NUMBERS OF QUEENS HIBERNATING TOGETHER AND THE STATE OF THEIR BROOD.

DATE.	No. ♀♀ IN COMMON CELL.	No. CELLS FOUND.	STATE OF BROOD.
22-26.	1	17	1 ♀ with eggs; 1 ♀ 2♂; 1 ♀ 3 ♂; 1 ♀ 5 ♂; 1 ♀ eggs, 5 ♂.
IX. 52.	3	1	Eggs and ♂♂.
21-28.	1	24	2 ♀ with eggs.
IX. 54.	2	9	1 group with eggs.
	3	6	1 group with eggs, larvæ; 1 group eggs and 1 ♂.
	4	1	No brood.
	5	2	No brood.
	6	2	No brood.
	7	2	1 group with eggs, larvæ, 5 ♂.
	17	1	No brood.
	20	1	Eggs, larvæ, pupæ, 8 ♂.
	21	1	No brood.

dealtated queens were digging six burrows on the lower part of the square metre and seven other queens were "exploring" the plot. The sites of these burrows were numbered. On site 1 five queens were removing soil particles and small pebbles up to 0.6 cm. in length and there appeared to be complete cooperation between them. Site 2 was only 1 cm. away from site 1 and another three queens were similarly digging in. After half an hour one of the exploring queens joined this group and all the four then dug together. On site 3 one queen was closing in a burrow; the burrow on site 4 was also dug by a single queen, while two females were digging together on site 5; site 6 was occupied by one queen who dug herself in and closed the exit hole in 40 minutes. At times, the digging queens left their burrows, but they returned to them. From 4-5.30 p. m. the queens who were searching the plot, frequently probed the soil, made small holes and then rejected them. It was thought that the somewhat moister soil in the lower part of the plot was more acceptable, and small patches of earth were then moistened with water on the upper half. The searching queens stopped and probed the moist soil, they were attracted to it, but they did not dig in. By the next morning, all but the queens in site 2 had dug themselves in. The 4 ♀ on this site were still digging and by then they had excavated a burrow 2.5 cm. in depth. These marked burrows were left until 29.IX.53, when the whole square metre was examined. Sites 4-6 were found empty, while sites 1 and 2 had coalesced into a large single burrow, with 17 ♀ and a brood of eggs, large larvæ and 6 minute ♂♂.

On the basis of the data in literature and the observations described above, varying numbers of queens were set up in artificial nests and the rate of development of the first brood and the survival of the queens was recorded.

MATERIALS AND NESTS USED IN OBSERVATIONS ON THE DEVELOPMENT OF THE FIRST BROOD

The dealtated queens were collected immediately after flight on 4. and on 10.VIII.53, on 15, 17 and 28.VIII.55 and on 13.IX.56. These queens were weighed, grouped together in different numbers and introduced into artificial nests. In 1953 the nests were of plaster of Paris of 20 cm. square. They were divided into three chambers,

the first with wet cotton wool, the middle forming the brood chamber and the outer, the foraging chamber. The brood chamber was sprinkled with a thin layer of sand from which the queens constructed the walls of their cells. These nests were covered with glass sheets and with black paper. In 1955 and in 1956 the ants were kept in small plastic nests, each 13 cm. long and 7.5 cm. wide, divided into 3 compartments, each compartment with a sliding transparent lid of its own. The compartment with the wet cotton wool communicated with the brood chamber by numerous perforations in the dividing wall made with a hot needle. The brood chamber was again sprinkled with sand and its lid perforated for aeration; it communicated with the third compartment in which food was placed after the appearance of the first workers.

The first brood was reared entirely on the reserves in the queen's fat body and on those derived from the break down of the wing muscles. After the hatching of the first workers, the foragers were given cut up insects (usually mealworms), 5 % sucrose and 5 % marmite solutions on cotton wool placed on a coverslip. In some nests large colonies of a 100-150 ♀♀ were eventually produced on this diet, but it cannot be considered as satisfactory as at no time were the workers bigger than the first brood of micrergates. This however does not affect the issue of these observations, which were essentially confined to the rearing of the first brood fed on the reserve substances of the queens themselves. The nests were kept in a laboratory where the temperature was fairly constant, fluctuating between 17°-20° C. and only on a few rare occasions falling to 15° and rising to 23° C. The nests were inspected twice and sometimes three times a week and the numbers of the brood in different stages were counted under a binocular. Obviously, daily observations would have been more accurate, but owing to the small size and the slow development of the first brood, it is considered that only a small proportion of the total may have been missed.

As the first brood was nourished by the reserve substances in the queens, the production of the first workers, which foraged for food, marked the turning point in the economy of the colony. This was taken as the first fixed point in the interpretation of the results. The second fixed point was the production of one ♀ per ♀ in the nests i.e. in the colonies with 4 ♀, the time of hatching of the first 4 ♀. This is probably a less important stage, as on the whole it closely follows on the first, but it provides a comparison of the nests with groups of queens with those with single queens, where the two stages are coincident. Omitting the records of preliminary observations made in 1952, the following results are based on 63 nests set up in 1953, 1955 and 1956. Observations on the nests in 1953 and 1955 were continued for a year, those set up in 1956 were terminated on 4.1.57, when the queens were dissected and the state of their ovaries and that of the fat body examined. Out of the 63 nests, 39 were with 1 ♀, 13 with 2 or 3 ♀, 9 with 4 or 5 ♀, one with 9 ♀ and one with 16 ♀.

RESULTS

1°. — *Mortality of the queens* within a period of a year after flight was much higher in the nests with single queens than in those with grouped

TABLE 2.—MORTALITY OF ♀♀ *L. flavus* THROUGHOUT THE PERIOD OF A YEAR AFTER FLIGHT.

No. ♀♀ PER NEST.	No. NESTS.	TOTAL NO. ♀♀.	% MORTALITY	
			Up to 1 ♀.	Up to 1 ♀ per ♀
1	39	39	62	62
2 or 3	13	30	10	20
4 or 5	9	33	3	3
9 or 16	2	25	8	8

was 84 days and the extremes 51 and 112. The same sequence also held true for the rate of development of 1 ♂ per ♀. These data are given in Table 3. The slow rate of development of the first brood in the single queen nests is also shown in Table 4, which gives the stage of development of the colonies with 1 ♀ and with 4 ♀, kept at room temperature for 110 days.

TABLE 4. — THE STAGE OF DEVELOPMENT OF THE FIRST BROOD ON 1. I. 57 IN NESTS WITH 1 ♀ AND 4 ♀. THE ♀♀ WERE COLLECTED AFTER FLIGHT ON 13.IX.56.

No. ♀♀ PER NEST.	No. NESTS.	TOTAL ♀♀.	MORTALITY ♀, TO 1. I. 57.	NESTS WITH ♀♀.	BROOD IN NESTS PER SURVIVING ♀			
					Eggs.	Larvæ.	Pupæ.	♀♀.
1	20	20	25 %	15 %	3.1	5.1	0.3	0.4
4	5	20	0 %	100 %	6.1	5.9	2.3	2.5

The slow development of the first brood in the nests with 1 ♀ is probably due to two causes. Firstly, the queens in all the nests frequently ate up several of the initial small egg batches which they had laid, but in the multi-female nests some of the original communal heap remained untouched and developed into larvae. Secondly, the larval stage of the first brood in the single-female nests was very long, for instance in 9 of the nests the period between the appearance of the first larva and that of the first pupa was 49, 60, 77, 84, 107, 116, and 126 days. In nests with 4 or more queens this period lasted between 13 and 38 days. Considering that the larger groups of queens have fewer larvae per head to feed than do the solitary ones (see Table 5), and that the food received by the growing larvae is derived from the reserves in the females, communal rearing of the first brood appears to be more efficient.

30.—*The total number of eggs laid and the resulting brood produced up to the time of hatching of the workers.* — In the interval of time preceding the hatching of the first worker, single queens lay a higher total of eggs than do the queens in groups. This laying, however, is much more protracted and desultory and the small batches of eggs are often eaten up before any larvae result from them. The absolute number of eggs in nests with grouped queens was of course much greater than in those with single queens, although the number per queen was lower (see Table 5). Moreover, the rate of oviposition of the grouped queens was more rapid than of the solitary females. Each ant in the groups of 4 or more queens, laid one egg every 2.5 days, and every 3.7 days when the groups were of 2-3 females. The solitary females laid one egg every 4.3 days. The eggs were laid in small batches and this rate of oviposition is given only for the sake of comparison. The eggs were readily eaten, and the frequent disappearance of the larvae was also assumed to be due to cannibalism. As can be seen in Table 5, the total mortality of the brood was slightly higher in the single—than in the multi-queens nests.

TABLE 5.—SUM TOTAL BROOD PER ♀ (INCLUDING THOSE EATEN) UP TO THE DAY OF THE FIRST ♂ AND UP TO THE TIME OF HATCHING OF 1 ♂ PER ♀.

	No. ♀ PER NEST.	No. NESTS.	TOTAL.			No. SURVIVING.		No. EATEN.		BROOD EATEN AS % OF (Total eggs-surviving eggs).
			Eggs laid.	Larvæ Produced.	Pupæ.	as Eggs.	as Larvæ.	Eggs.	Larvæ.	
To day of hatching of 1st. ♂.	1	12	48	19	3	4	5	25	11	82
	2-3	10	33	13	2	4	5	16	6	76
	4-5	8	37	10	3	11	4	16	3	73
	9-16	2	17	9	1	3	6	5	2	50
To hatching of 1 ♂/1 ♀.	1	12	48	19	3	4	5	25	11	82
	2-3	8	41	15	3	7	4	19	8	79
	4-5	8	39	11	4	8	3	20	4	77
	9-16	2	25	13	3	5	2	7	8	75

It may also be noted that the initial broods were small. Subsequently, when the number of workers increased the rate of oviposition was much greater.

4^o.—*The loss of weight of the ♀♀ before the production of the workers.*

— The weights of *L. flavus* queens after flight were variable, but mostly they ranged between 15 and 20 mg. Exceptionally light queens of 7 and 8 mg. have also been taken, but they did not survive for any length of time. Heavy females, weighing up to 30 mg. have also been encountered, but these were old queens dug up from populous nests. The distribution of the weights of the ♀♀ collected after flight, in 1953, 1955, and in 1956 are given in Table 6.

TABLE 6.—THE DISTRIBUTION OF WEIGHTS IN mg. OF ♀♀ *L. flavus* COLLECTED AFTER FLIGHT.

YEAR.	WEIGHT IN mg.																	
	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22		
1953	1	2	—	1	2	1	2	—	2	4	15	7	2	4	2	1		
1955	—	—	—	—	—	—	—	1	6	11	11	21	7	8	1	1		
1956	—	—	—	—	1	5	2	3	9	5	9	11	2	1	2	—		

A detailed account of the variations of size in the genus *Lasius* is given by Wilson (1955). The variations in the weights of the queens of *L. flavus* produced in the Silwood Park populations probably depend

on two factors, i. e. on the variations in the sizes of the queens and on the variations of the amounts of the reserves accumulated in their fat bodies.

In artificial nests the queens have been known to lose as much as 40 per cent of their original weight in the rearing of the first brood (i.e. the weights dropped from 20 to 12 mg). In natural nests, the queens of *L. flavus* emerge from the pupae with fat bodies, which though already large increase in size and fill up the whole haemocoel by the time of flight. Some alate queens, which emerged in the field nests on 19-20.VII.53 and queens collected after flight on 4.VIII.53, i. e. a fortnight later, were dissected and it was seen that the fat bodies had increased in size considerably in that interval of time. Since it is the reserves derived from the break-down of the wing muscles and from the fat body which contribute to the development of the eggs and to the feeding of the first brood of larvae, the rate of production of the foraging workers must be of great importance. In the laboratory nests, the queens which had not produced foragers by January generally lost about 25 per cent of their original weight (see Fig. 1 on the next page). Some of the queens in the nests with 1 ♀ and with 2 ♀ were still without workers by the middle of March and, by then, they had lost up to 35 per cent of their original weight. There were 15 of these females in all; 5 of them produced workers later, one died covered with fungus, 4 died with completely exhausted fat bodies and the rest lived for over a year, but failed to produce a brood. It may thus be considered that the loss of about 35 per cent of the original weight indicates a dangerous stage of depletion.

In 1953, 5 of the lightest queens collected after flight (7, 8, 8, 10, and 11 mg) were put together in a common nest, but after laying small batches of eggs which they ate up, all died without rearing a brood. It is supposed that their initial reserves were small and were rapidly used up.

TABLE 7.—LOSS OF WEIGHT BY ♀♀ *L. flavus* BEFORE PRODUCTION OF THE FIRST ♂. WEIGHT IN mg. NO. NESTS IN BRACKETS.

No. ♀ PER NEST.	YEAR.	♀ WEIGHT AFTER FLIGHT.	JANUARY WT. OF ♀ WITH NO. ♂.	% Loss.	MARCH WT. OF ♀ WITH NO. ♂.	% Loss.
1 (5)	1953	17.8	13.6	24	11.8	34
1 (16)	1955	17.4	13.0	25	11.4	35
1 (15)	1956	15.4	11.3	27	—	—
2 (4)	1953	16.0	13.5	16	11.0	31
2 or 3 (9)	1955	17.4	13.1	25	—	—
4 (9)	1955	18.6	14.5	22	—	—

50.—*Condition of the ovaries and the fat body in the solitary females and in the ♀♀ kept in groups.* — The queens collected after flight on 13.IX.56 were weighed and introduced into small plastic nests. Twenty-four females were reared in isolation and another 24 in 6 groups each of 4 ♀♀. As has been said, at this stage the haemocoel was filled with

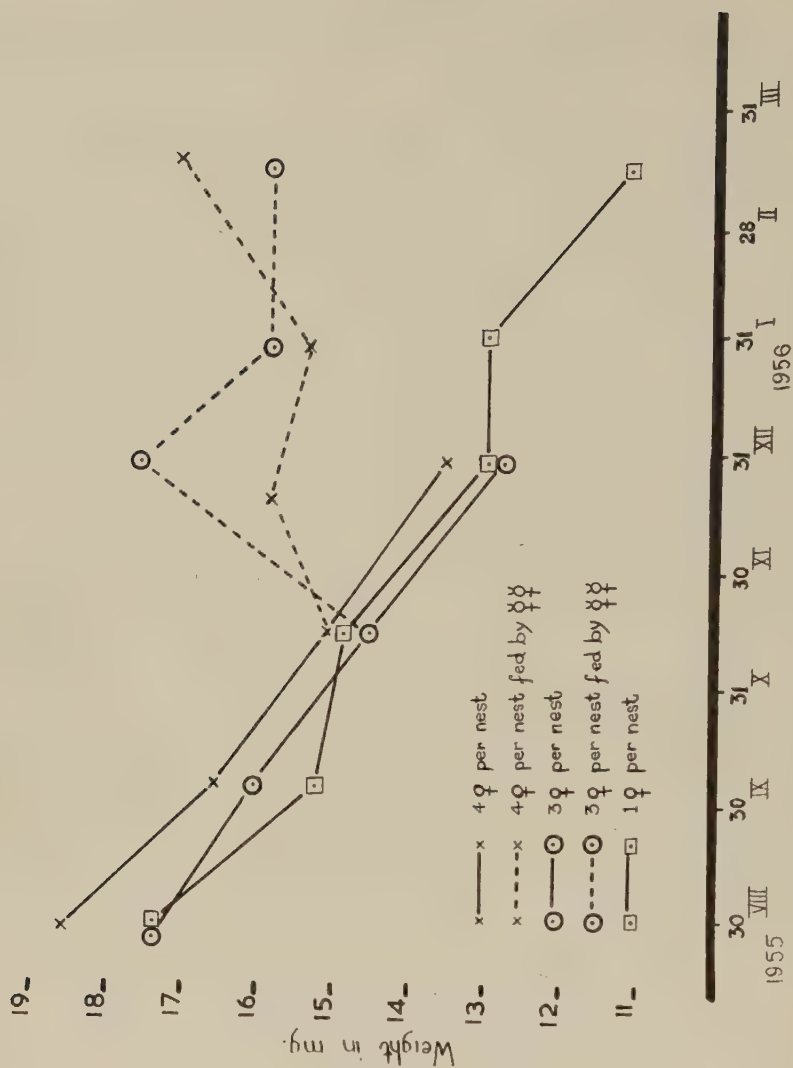


Fig. 1. — Loss of weight by the ♀♀ *Lasius flavus* before the hatching of the first ♂♂ and the subsequent gain by the females fed by the foragers.

an enormous fat body, but the ovaries were minute and threadlike and although the proximal egg (egg 1) was differentiated it was barely wider than the rest of the ovariole. On 1.XI.56, 4 solitary queens and one group of 4 were weighed and dissected, while all the remaining surviving queens were killed for dissection on 4.I.57. By that time all the colonies with 4 ♀ had produced workers (up to 1 ♂ per ♀) and not one of these queens had died. Five of the 20 solitary females died, and 3 of the remaining 15 had colonies with workers, the rest had broods in early stages (see Table 4).

The structure of the ovaries in the genus *Lasius* has been described by Bickford (1895), who gives the number of ovarioles in *L. flavus* as 24. The ovaries are polytrophic with groups of fairly large nurse cells between the oocytes. In the present dissections the number of differentiated oocytes in an ovarioles was 1-3, the proximal growing egg 1 being much larger than the rest. Only rarely was a large number of ovarioles functioning simultaneously i.e. egg 1 was rarely of the same size in many of the ovarioles. The recorded numbers of the proximal growing eggs in the R. and L. ovaries were 3 + 6, 4 + 5, 6 + 2, 6 + 6, 5 + 8, and 8 + 8. Several of the queens had ripe eggs, but never more than 2 in one individual; these could be distinguished from the growing ones by their size and by the shiny chorion. The lengths of 30 eggs laid by these queens were measured and they ranged between 0.63 and 0.94 mm (7 being 0.6-0.7 mm; 6, 0.7-0.8; 13, 0.8-0.9 and 4, 0.9-0.94 mm), while the lengths of the longest proximal eggs in the ovarioles ranged from 0.10 to 0.94 mm. The results of these dissections are given in Table 9. The size of the fat body was arbitrarily subdivided into 5 categories, 5 indicating a large one filling the haemocoel and 1 a state of almost complete depletion. The dissections on 1.XI.56 mainly indicated that the 4 solitary queens and the 4 queens kept as a group, all had functioning ovaries with growing proximal eggs and very large fat bodies. By 4.I.57 there were females with completely threadlike ovaries, both amongst the single and the grouped queens and much of the fat body had been used up. Amongst the 13 dissected solitary queens, there were 5 with threadlike ovaries, but 3 still had ample reserves in their fat bodies (the indices being 3, 3 and 4), while 2 appeared truly spent as not only were the ovaries threadlike, but the fat bodies were near to depletion (assigned the values of 1 and 2). Queens with apparently non-functioning ovaries were found in 3 of the nests with grouped queens. In each of two of these nests there was one queen which appeared to be "spent" i.e. all the ovarioles were threadlike and the fat body almost completely used up; in the third nest there were 2 ♀ with threadlike ovarioles, but with ample reserves in the fat body (values of 3 and 3). As there was little difference in the state of the ovaries of the grouped and single queens, no evidence was found for mutual inhibition of the queens in groups, at the time of the rearing of the first brood. Possibly the grouped queens were at a slight advantage, as the threadlike ovaries occurred in 4 out of their total

TABLE 8.—WEIGHT, STATE OF FAT BODY AND OF THE OVARIES OF ♀ *L. flacus*. (LARGEST FAT BODIES = 5, SMALLEST = 1; LENGTHS OF RIPE EGGS 0.63—0.94 mm.).

DATE DISSECTED.	No. ♀ IN NEST.	No. NESTS.	No. WITH GROWING EGG 1.	No. WITH THREAD-LIKE OVARIES.	♀♀ WITH FUNCTIONING OVARIES.					♀♀ WITH THREADLIKE OVARIES.					
					Weights in mg.			State of fat body.	Largest ovari-ole eggs 1 (mm).	No. ripe eggs.	Weight in mg.			State of fat body.	Largest ovari-ole eggs 1 (mm).
					After flight.	On dissection.	After flight.				On dissection.				
1.XI.56	1	4	4	0	16.8	14.8	5.0	.32—,92	(1 in 1 ♀)	—	—	—	—		
	4	1	4	0	16.8	14.8	5.0	.39—,64	0	—	—	—	—		
4.I.57	1	13	8	5	16.6	12.3	3.6	.41—,94	5 (1 in 5 ♀)	14.1	9.5	2.6	.10—,21		
	4	1	3	1	17.0	11.0	3.0	.44—,85	(1 in 1 ♀)	16.0	9.5	1.0	.14		
	4	1	3	1	15.7	11.3	3.3	.46—,78	4 (2 in 2 ♀)	13.0	8.0	1.0	.17		
	4	1	2	2	17.5	12.8	3.0	.49—,77	(1 in 1 ♀)	12.0	8.8	3.0	.14—,20		
	4	1	4	0	18.0	11.5	3.0	.47—,70	0	—	—	—	—		
	4	1	4	0	16.0	11.3	3.0	.34—,85	(1 in 1 ♀)	—	—	—	—		

of 20, whereas in those kept singly they were found in 5 out of the 13 dissected females.

A connection between the weights of the queens after flight and the subsequent rate of depletion of the fat bodies was indicated by these dissections. In other words, the fat bodies in the queens with the lower original weights were the more exhausted by the time of dissection, i.e. by 4-I-57 (see Table 8).

6°. — *Behaviour of the grouped queens of L. flavus*. — No animosity or fighting was seen between the queens of *L. flavus* which were grouped soon after flight. A mutilated queen was found only on one occasion, eight months after flight, when the multi-queen colony had produced a large number of workers. Prior to egg laying, the grouped, as well as the solitary queens, usually constructed small cells of sand in one of the corners of the nest. The eggs were piled together in one central heap in these cells, the queens forming a ring and facing the eggs. They continuously stroked the eggs with their antennae and licked them. They also frequently stroked one another and at times bunched up in two tiers around the eggs. There appeared to be complete cooperation between the females while the brood was in the egg stage, but the groups tended to split later, generally at the time of the appearance of the first pupae. The pupae were usually, though not invariably, carried away to another part of the nest. This splitting up of the groups was most clearly seen in five of the nests, where the queens carried away the pupae and some of the larvae, remaining with them and establishing new, independent units. The later pupae were then tended by the remaining queens. Thus in one of the nests with 4 ♀ one of the queens carried away the first six pupae and established an independent unit; in another nest with 4 ♀, two queens carried away some of the larvae and all the early pupae; this occurred in another nest with 4 ♀ i.e. it split up into two units with two females in each after the appearance of the first pupae; in the nest with 9 ♀, two queens carried away the earlier pupae and remained with them; in the 16 ♀ nest four queens tended the earlier pupae in a separate corner of the nest. In carrying away and tending the pupae, the queens reproduced the behaviour of the workers in the more advanced colonies.

The nests which I have been using were small and unsuitable for the study of the results of permanent splitting up of groups of queens and sometimes when the workers had hatched and were foraging they would bring food to all the queens, irrespective of their position in the nests and then secondary amalgamations of the colonies would occur. It is realised that spatial separations of the colonies need now to be observed in different, much larger types of nests and if possible under natural conditions as well. However, even in these small nests there was further evidence for WASMANN's hypothesis (1910) that pleometrosis in *L. flavus* is only of a temporary nature.

The behaviour of the queens in the nests also indicated that there may be other ways in which the splitting of the groups may occur. Fighting, between the queens, although rare did occur at least once. Also, after the hatching of the workers i.e. after food was introduced into the foraging chamber, some of the queens were seen to forage and exchange food with the other queens. It is thus possible that these active queens may sometimes leave the original hibernation sites and found new colonies near a source of food. Secondly, a curious behaviour by the workers was seen on two occasions; the micrergates after foraging and feeding the queen were seen to guide i.e. push her, towards the source of food. Under natural conditions this behaviour may lead to the splitting up of a group. However it must be remembered that although rarely multiple queen colonies of *L. flavus* do persist.

70.—*Nests of Lasius niger (L.) with single and with grouped queens.*—The distribution of the weights of *L. niger* queens after flight may be of interest and are given in Table 9. The dealated queens were collected

TABLE 9.—WEIGHTS IN mg. OF THE DEALATED *L. niger* QUEENS AFTER FLIGHT ON 13.IX.56.

WEIGHTS IN mg.	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
NO. ♀♀.	1	3	6	4	9	14	16	10	13	1	3	1	0	1

at Silwood Park, Sunninghill, Berkshire on 13.XI.56 weighed and introduced into the nests in different numbers. In 1956, five nests with 5 or 6 ♀, five with 3 or 4 ♀, five with 2 ♀ and 21 with 1 ♀ were set up. Some observations on these nests and on a few others set up in 1953, provide a comparison with *L. flavus*. At room temperature the surviving queens laid eggs a little later than did *L. flavus* i.e. within 4-5 weeks after flight. The stage of development of the brood at the beginning of February is given in Table 10 (cp. Table 4 for *L. flavus*).

TABLE 10.—STAGE OF THE BROOD BY THE BEGINNING OF FEBRUARY, 1957 IN THE LABORATORY NESTS OF *L. niger* COLLECTED AFTER FLIGHT ON 13.IX.56.

INITIAL No. ♀ PER NEST.	No. NESTS.	INITIAL TOTAL ♀♀.	No. DEAD.	%	BROOD PER SURVIVING ♀ II. 57.				No. NESTS WITH
					Eggs.	Larvæ.	Pupæ.	♀♀.	
5 or 6	5	29	15	52	9.1	2.0	0.8	0.1	1
3 or 4	5	18	8	44	15.1	0.9	0.1	0	0
2	5	10	0	0	9.0	3.0	0.1	0	0
1	21	21	6	29	8.1	6.4	0.9	0.2	3

Prior to egg laying the queens of *L. niger* sometimes behaved differently to *L. flavus*, i.e. they formed close bunches and palpated the abdomen of one of their number with their antennae, much as workers do to the laying queens.

As has been noted repeatedly in literature, there is a great difference in the degree of tolerance between queens of their own species in *L. flavus* and in *L. niger*. Queens of *L. niger* were often hostile to each other, but they did not begin fighting immediately after flight, only when egg laying had commenced were many mutilated bodies found. Fighting began again in some nests later, when laying was renewed. The mutilations after fighting included gashes through the abdomen and thorax, or even complete tearing off of the head or abdomen. The tolerance which the queens in pairs have shown to one another is surprising and not understood. Not all the mortality of the queens in multiple colonies was due to fighting, but in the nests with 3-6 ♀, though twelve females died of mutilations, eleven others died from unknown causes. These eleven, constitute 23 per cent of the total of 47 ♀, which is not very different from the mortality (29 per cent) in the nests with single queens. Of the six single queens one died covered with fungus, while the cause of mortality of the other 5 ♀ is unknown; they died with ample reserves in the fat body as did the eleven queens in the nests with grouped females. Most of the fighting occurred when the initial batches of eggs were laid, but after this members of the groups became more tolerant to each other.

The initial number of queens in the 3-6 ♀ nests in IX.56 was 47, by the end of X.56 thirteen of them were dead, mostly due to mutilation, one died in XI.56, six throughout XII.56 and three by I.57. Aggressiveness between the queens appeared to be even more developed in the females kept in isolation for a period of three and a half months after flight. On 1.I.57 some of the queens of *L. niger* and of *L. flavus* were marked with small spots of aluminium paint and introduced into the nests of their own species. Three queens of *L. niger*, previously kept singly were introduced into 3 nests containing solitary *L. niger* females; there was immediate fighting between them and they had to be separated rapidly. A fourth *L. niger* queen was introduced into a nest with 2 ♀; there was no fighting, but she remained in a separate corner of the nest for an hour and was then removed. Simultaneously, 5 marked single queens of *L. flavus* were introduced into five other nests with single queens of their own species. There was no fighting and the queens were then left in the nests for three days. On 4.I.57 all the introduced queens were alive and undamaged, three of them in corners away from the host queens, the two others tending the brood together with the host queens. However, in spite of the aggressiveness of *L. niger* queens, the decrease in their numbers throughout the time of nest foundations was not only achieved by fighting to death. The apparently "peaceful" splitting of the colonies after the appearance of the earliest pupae, such as has been seen in the multi-female nests of *L. flavus*, occurred repeatedly in the *L. niger* nests as well.

Dissections of some of the grouped females were made at the beginning of February 1957 and they clearly indicated that all the surviving members

of the groups were contributing towards the establishment and rearing of the first brood. The females of *L. niger* had large fat bodies, not one of them was exhausted or "spent" as were some of the *L. flavus* females. Also, in none were the ovaries threadlike and in all the 16 dissected ants they were functional with either growing or with fully grown proximal eggs. The numbers of ovarioles in *L. niger* is 30-40 (BICKFORD, 1895) and only some of them were functioning simultaneously, but 13-20 ovarioles with growing proximal eggs have been seen. The lengths of 20 eggs laid by these females ranged between 0.79-0.94 mm, while the lengths of egg 1 are given in Table 11. Examination of the table will indicate

TABLE 11.—DISSECTIONS OF ♀♀ *L. niger* ON 8.II.57.
WEIGHTS IN mg; LENGTHS OF EGGS IN mm.

ORIGINAL NO. ♀ IN NEST.	No. ALIVE 8.II.57.	AVERAGE WEIGHT		% LOSS.	STATE OF FAT BODY (0—5).	LARGEST EGG 1.
		13.IX.56.	8.II.57.			
6	4	25	19	24	4.3	.51—.70
6	3	27	17	37	3.3	.61—.65
4	3	28	18	36	3.0	.65—.86
4	2	27	19	30	3.5	.77—.83
2	2	27	21	22	3.5	.52—.67
2	2	26	20	23	4.0	.68—.81
1 (6)	1 (6)	26	18	31	3.9	.50—.88

that at least at this stage of brood development there is no apparent inhibition of ovarian growth in some of the queens, such as exists in other Hymenoptera.

DISCUSSION

It is well known that the established nests of *Lasius flavus* are usually haplometrotic, that is they are characterised by the presence of a single fertilised queen, yet groups of queens sharing the same hibernation sites, which ultimately may become the sites of nest foundation, are not uncommon.

Observations on the single and multi-female nests in the laboratory have indicated that, at the time of the rearing of the first brood, the queens in groups are at an advantage over the solitary ones, as not only is their mortality greatly reduced, but the first workers are produced by them more rapidly. The appearance of the first foraging workers marks the turning point in the economy of the incipient colonies, as the rearing of the brood is then no longer dependent on the reserves derived from the break-down of the wing muscles and, no doubt, from the substances stored within the enormous fat bodies of the queens. Although the rate of egg laying by the grouped queens was higher than by the solitary

ones, the rate of development of the brood was also higher and fewer eggs per queen were laid before the hatching of the workers. Thus more reserves were available to the larvae and it is probable that they grew and metamorphosed more rapidly in the multi-female nests because they received more food. The queens of *L. flavus* lose much weight before the hatching of the workers and this loss is accompanied by a considerable exhaustion of the fat body. Some of the solitary females in which brood development was slow appeared completely spent before they were able to produce the foraging workers to supplement their reserves. Thus it is considered that the exhaustion of the fat body, or some cause associated with it, accounts for the greater mortality amongst the solitary females. It may also be recalled that some of the single queens died covered with fungi, whereas none amongst the groups died from this cause and it is probable that the frequent stroking of one another with their antennae by the grouped females helps to remove the fungi which settle on the surface of their bodies. Pleometrosis in *L. flavus* is temporary, but it is interesting to compare the founding of colonies in this species with that of the permanently pleometrotic *Monomorium pharaonis* L., as PEACOCK (1950) found great difficulty in starting new units with single females and no difficulty when the units were multi-female. Although Brian's analysis (1953 a) of brood rearing in relation to the worker number of *Myrmica* concerns a much later stage of development of an ant colony, it was nevertheless interesting to see that the broods which were tended by the larger numbers of workers metamorphosed more rapidly.

In contrast to the aggressiveness of their workers, the young queens of *L. flavus* show no animosity to one another. If this tolerance is due to habituation, as is suggested by THORPE (1956), then it is probably acquired soon after flight, at the time of digging of burrows by groups of females. This mutual toleration persists for a long time and only once was a mutilated queen found in the multi-female nests of *L. flavus*. The queens of *L. niger* show more hostility to one another and their initial tolerance seems to be frequently upset by the new stimuli presented by an ovipositing female and deaths due to mauling usually coincided with the appearances of new egg batches. Certain parallels may be drawn between the behaviour of the females of *L. niger* and those of *Pollistes gallicus* L. in N. Italy (PARDI, 1946), but in the wasps the most aggressive female of a group established herself as the dominant queen and the ovaries of the other queens began to degenerate. Dissections of the surviving members of the groups of *L. niger* have shown that all the queen-founders had functional ovaries and were thus contributing to the production and the rearing of the first brood. There was also no essential difference in the states of the ovaries of the queens of *L. flavus* kept singly and in groups. It would seem that haplometrosis is attained by different means in *Lasius* to other groups of social Hymenop-

tera i.e. not by the inhibition of the ovarian development in some members of a group (PARDI, loc. cit., BUTLER, 1954). This is witnessed not only by the presence of functional ovaries in the groups of queen-founders, but also by the presence of the laying workers in the colonies of the genus *Lasius* (BICKFORD, 1895; BERNARD, 1951). The production of eggs by workers may even be an integral part in the economy of the colony, as has been shown in the pleometrotic colonies of the ant *Myrmica rubra* L. by BRIAN (1953 b).

It was WASMANN (1910) who originally described the splitting up of the pleometrotic founder—groups of *L. flavus*. He found 4 ♀ *L. flavus* in a hibernation site and transferred them to an artificial nest. His queens remained together until the larvae were produced and then split into two units, with two females in each. In the present observations the splitting up of the multi-female colonies was seen in several nests, but at a later stage i.e. at the time of the production of at least the first pupa. Some of the queens then removed the early pupae and some larvae to another part of the nest and remained with them, forming new and independent units. This is probably the most usual way in which the multi-female founder-colonies of *L. flavus* split up. EIDMANN (1931) once observed a queen of *L. flavus* wandering about on a sunny day as late as April and it is possible that some of the queens, which are still capable of foraging several months after flight, may leave their original hibernation sites and found new colonies elsewhere. Peculiar behaviour of the workers, which on two occasions pushed the queen towards a source of food also indicates that some females may be lead away by the foragers to other sites, for instance those with root aphids. Fighting, resulting in death of the queens of *L. flavus* cannot altogether be ruled out, but it is probably rare. As a contrast, fighting and mauling to death is probably the most usual method of attaining haplometrosis in the colonies of *L. niger*, although splitting up of the multi-female colonies at the time of the appearance of the earliest pupae was also repeatedly seen in these nests. EIDMANN (1926) and DONISTHORPE (1927) give lists of records of several queens of *L. niger* combining in starting a colony, but DONISTHORPE points out that only rarely are populous nests found with more than one queen. He cites a number of experiments in which the artificially grouped queens combined in the rearing of the first brood, but the colonies ended with single queens after fighting and the death of the others. BERNARD (1951) points out that the great majority of ant societies are haplometrotic, and it would seem that unless there were mechanisms which would inhibit the ovarian growth in some members of a group of queens, the development of aggressive behaviour is an efficient method of attaining this state. In many of the species where the colonies remain permanently pleometrotic the queens retain high mobility, and BERNARD (loc. cit.) says that « il est remarquable que la plupart des espèces nuisibles aux cultures (*Tapinoma*, *Iridomyrmex*...) soient polygynes,

les nombreuses reines, rendant difficile la destruction de la société ». The queens of another common pest, *Monomorium pharaonis* also retain high mobility and are known to be relatively short lived (PEACOCK et al., 1950). The question of the advantages of high mobility and potential oviposition rate of the pleometrotic colonies such as those of *Polybia*, are discussed by RICHARDS and RICHARDS (1951) in their study of the South American wasps. They point out that these factors are probably the best defence against certain types of enemies, such as the ants.

The old queens of *Lasius flavus* which were dug up from large nests had distended gasters and were very slow moving. It may be that colony-survival is more likely if such queens receive maximum dispersal than if several are concentrated in one nest. However, an answer to this would only be obtained through a study of the economy of the nests in different climatic zones. WILSON (1955) says that *Lasius flavus* has a very wide range of distribution throughout Eurasia and N. America, which is exceeded within the genus only by *L. alienus* (Först). Though rarely, populous pleometrotic colonies have been found in Great Britain and it would be of great interest to know of their incidence in climates where the rearing of the first brood is not interrupted by hibernation during the cold spell.

Summary.

Populous colonies of *Lasius flavus* F. are generally haplometrotic, yet not infrequently several queens combine in founding nests. This aggregation after flight is not always accidental, but may arise from cooperation between the females in the digging of new burrows. Probably the queens become habituated to one another at this stage. In the laboratory the multi-female colonies were at an advantage over the single female ones, as the mortality of the queens was reduced and the first brood of workers was reared more rapidly. Grouping of the queens of *L. flavus* and of those of *L. niger* did not appear to influence the ovarial development of the survivors, and they all contributed to the establishment and the rearing of the first brood. This pleometrosis was temporary and the multi-queen colonies began to split into smaller units at the time of the appearance of the earliest pupae. In *L. niger*, fighting to death between the queens, at times of repeated ovipositions, also contributed towards the final state of haplometrosis.

Résumé.

En général, les nids populeux de *Lasius flavus* F. montrent de l'haplomérose, mais, quelquefois, plusieurs reines s'unissent pour fonder des nids. Ce rassemblement après le vol n'est pas toujours fortuit ; il peut résulter de la coopération entre les reines pendant les excavations de

nouveaux trous dans la terre. Il est probable qu'à ce moment les reines s'habituent les unes aux autres. Au laboratoire les colonies avec plusieurs reines étaient plus favorisées, car leur mortalité était assez réduite et les premières ouvrières furent produites plus rapidement que dans les nids à reines solitaires. Les ovaires des reines de *L. flavus* et de *L. niger* rassemblés en groupes, restèrent fonctionnels, et toutes les reines qui survécurent contribuèrent à l'établissement et à la nourriture de la première couvée. Cette pléométrie était temporaire et les colonies avec plusieurs reines commencèrent à se diviser à l'instant où parurent les premiers cocons. Plusieurs reines de *L. niger* s'engagèrent en combat jusqu'à la mort au moment des pontes, ce qui contribua également à l'état d'haplométrie.

REFERENCES.

1951. BERNARD (F.). — Super-Famille des Formicoidea (In Grassé's, *Traité de Zool.*, **10**, 997-1104).
1895. BICKFORD (E. E.). — Ueber die Morphologie und Physiologie der Ovarien der Ameisen-Arbeiterinnen (*Zool. Jb.*, **9**, 1-26, 2 pl.).
- 1953 a. BRIAN (M. V.). — Brood-rearing in relation to worker number in the ant *Myrmica* (*Physiol. Zoöl.*, **26**, 355-366, 3 fig.).
- 1953 b. BRIAN (M. V.). — Oviposition by workers of the ant *Myrmica* (*Physiol. comp. Ecol.*, **3**, 25-36).
1954. BUTLER (C. G.). — The method and importance of the recognition by a colony of honey-bees (*A. mellifera*) of the presence of its queen (*Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **105**, 11-29).
1927. DONISTHORPE (H.). — *British Ants*, London.
1926. EIDMANN (H.). — Die Koloniegründung der Einheimischen Ameisen (*Z. vergl. Physiol.*, **3**, 776-826, 15 fig.). — 1931. Die Koloniegründung von *Lasius flavus* F. nebst weiteren Untersuchungen über die Koloniergründung der Ameisen (*Biol. Jbl.*, **51**, 657-677, 2 fig.).
1946. PARDI (L.). — Ricerche sui Polistini VII. La « dominazione » e il ciclo ovarico annuale in *Polistes gallicus* L. (*Boll. Lab. Ent. Univ. Bologna*, **15** (1943-1946), 25-84, 11 fig.).
1950. PEACOCK (A. D.). — Studies in Pharaoh's Ant. *Monomorium pharaonis* L. (*Ent. mon. Mag.*, **86**, 294-298).
1950. PEACOCK (A. D.), HALL (D. W.), SMITH (I. C.), GOODFELLOW (A.). — The Biology and Control of the ant Pest *Monomorium pharaonis* L. (*H. M. Sta. Office. Misc. Publ.*, No. **17**, 51 p.).
1951. RICHARDS (O. W.), RICHARDS (M. J.). — Observations on the social wasps of South America (*Hymenoptera Vespidae*) (*Trans. R. ent. Soc. Lond.*, **102**, 1-170, 25 fig., 4 pl.).
1956. THORPE (W. H.). — *Learning and Instinct in Animals*, London.
1910. WASMANN (S. J.). — Nachträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei beiden Ameisen (*Biol. Zbl.*, **30**, 453-464).
1955. WILSON (E. O.). — A monographic revision of the ant genus *Lasius* (*Bull. Mus. Comp. Zool., Cambridge, Mass.*, **113**, 3-202, 2 pl.).

NOUVELLES DE L'UNION

III^e CONGRÈS DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

Du 9 au 13 juillet 1957 s'est tenu à Paris, 105, boulevard Raspail, dans le laboratoire dirigé par M. le professeur GRASSÉ, le III^e Congrès de l'U. I. E. I. S.

Ce Congrès a réuni 82 membres participants et 25 membres accompagnants. 10 étudiants allemands et 25 chercheurs et étudiants français ont suivi la plupart des communications. Le III^e Congrès marque une étape dans la vie de l'union par l'importance des diverses délégations internationales. 13 nations étaient représentées (Allemagne, Belgique, Canada, Danemark, États-Unis, France, Grande-Bretagne, Hollande, Indes, Italie, Luxembourg, Suisse, Union soviétique). Deux sections importantes : la section japonaise et la section sud-américaine, n'avaient pas pu se faire représenter. Les sections polonaise et tchécoslovaque, en voie de constitution, avaient dû renoncer également à envoyer un délégué.

Le nombre et la qualité des communications ont été appréciés des Congressistes. Le programme général s'est établi suivant les modalités ci-dessous.

Mardi 9 juillet.

18 h. 30 : **Réception des participants** au Laboratoire d'Évolution, 105, boulevard Raspail, Paris (VI^e).

Mercredi 10 juillet.

9 heures : **Séance d'ouverture du Congrès.** — *Président* : P. P. GRASSÉ.
— *Secrétaire* : G. RICHARD.

Discours de bienvenue de P. P. GRASSÉ.

— **Séance de communications générales.** — *Président* : K. GÖSSWALD.
— *Secrétaire* : G. RICHARD.

A. EMERSON : The evolution of social behavior among termites.

J. THÉODORIDÈS : Réaumur et les Insectes sociaux.

14 heures : **Première séance du symposium : Interattraction et effet de groupe chez les Insectes.** — *Président* : M. LA BERGE. — *Secrétaire* : G. RICHARD.

R. G. BUSNEL, M. C. BUSNEL, B. DUMORTIER : Sur l'interspécificité des communications acoustiques chez les Éphippigères (Orth. Tett.). *Film*.

P. G. ELLIS : Social aggregation in two species of Locusts.

J. LECOMTE : L'interattraction chez l'Abeille.

K. GÖSSWALD, W. KLOFT : Neue Untersuchungen über die sozialen Wechselbeziehungen im Ameisenvolk, durchgeführt mit Radio-Isotopen.

18 heures : **Réception des Congressistes par la Ville de Paris.**

Jeudi 11 juillet.

9 heures : **Séance de travail de sections.** — SECTION ABEILLES ET GUÊPES SOCIALES. — *Président* : J. B. FREE. — *Secrétaire* : J. LOUVEAUX.

A. MAURIZIO : Zuckerabbau unter der Wirkung der invertierenden Fermente in Pharynxdrüsen und Mitteldarm der Honigbiene.

R. DARCHEN, M. VUILLAUME : Les larves royales d'*Apis mellifica*. — Déterminisme de la construction des cellules d'ouvrières et de mâles chez *A. mellifica*.

J. PAIN : Dernières recherches sur l'ectohormone des reines d'Abeilles. *Président* : A. MAURIZIO.

J. SIMPSON : The factors which cause colony of *Apis mellifica* to swarm (read by J. B. FREE).

J. LOUVEAUX : Le déterminisme du choix opéré par les Abeilles butineuses de pollen au sein d'une flore donnée.

P. LAVIE : Étude sur un antibiotique présent chez *Apis mellifica*.

SECTION TERMITES. — *Président* : L. G. E. KALSHOVEN. — *Secrétaire* : Ch. NOIROT.

H. BUCHLI : Quelques observations sur l'essaimage chez le *Reticulitermes lucifugus*.

J. DESNEUX : Une forme primitive de nidification d'*Apicotermes*.

M. LÜSCHER : Hormone und Kastendifferenzierung bei der Termite *Kaloterms flavicollis*.

Président : G. BECKER.

Rapport de G. BECKER : Prüfverfahren im Laboratorium mit Termiten. Ce rapport a été suivi d'une discussion sur les méthodes d'essai des produits anti-Termites.

14 heures : **Séance de travail de sections.** — SECTION FOURMIS. —
Président : N. WEBER. — *Secrétaire* : M^{me} BAZIRE.

J. K. A. VAN BOVEN : Le polymorphisme dans la caste d'ouvrières de la Fourmi voyageuse *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery.

A. RAIGNIER : Sur l'origine des nouvelles populations de *Dorylus (Anomma) wilverthi* Emery. *Film*.

W. KLOFT : Zur Nestbautätigkeit der roten Waldameise.

F. BERNARD : Résultats de la concurrence naturelle chez les Fourmis terrioles de France et d'Afrique du Nord ; évaluation numérique des sociétés dominantes.

SECTION ORTHOPTÈRES. — *Président* : P. H. CHRISTENSEN. — *Secrétaire* : F. O. ALBRECHT.

F. O. ALBRECHT : Densité et fécondité chez *Locusta migratoria migratorioides*.

M. VERDIER : Parthénogenèse chez *Locusta migratoria*.

B. DUMORTIER : Facteurs externes contrôlant le rythme des périodes de chant chez *Ephippiger ephippiger* Fiebig (Orth. Tett.).

L. JOLY : Rapports entre l'hormone juvénile et l'hormone chromatotrope chez *Locusta migratoria*.

17 heures : **Réunion du Comité Directeur.**

20 h. 30 : **Croisière en bateau-mouche sur la Seine.**

Vendredi 12 juillet.

9 heures : **Deuxième séance du symposium : Interattraction et effet de groupe chez les Insectes.** — *Président* : D. STEINBERG. — *Secrétaire* : G. RICHARD.

J. B. FREE : The transfer of food between the members of a Honey bee colony.

M. VUILLAUME : Effet de groupe chez *Zonocerus variegatus* (Orth. Acr.).

R. CHAUVIN : L'effet de groupe chez divers Gryllides.

P. GRISON : L'effet de groupe chez le Doryphore.

10 h. 30 : **Assemblée générale de l'U. I. E. I. S.** — *Ordre du jour* : Compte rendu de gestion. Élection d'un nouveau Bureau.

13 h. 30 : **Excursion à Fontainebleau.**

21 h. 15 : **Visite des expositions du Louvre.**

Samedi 13 juillet.

9 heures : **Séance de travail des sections.** — SECTION TERMITES. —
Président : W. HARRIS. — *Secrétaire* : Ch. NOIROT.

C. JUCCI : Recenti ricerche sulla biologia delle Termiti.

L. G. E. KALSHOVEN : Observations on the black termites *Hospitalo-termes* spp. of Java and Sumatra.

J. DE FEYTAUD : A propos de la menace des *Reticulitermes*.

P. P. GRASSÉ, Ch. NOIROT : Les meules à champignons et leur signification physiologique. *Film*.

SECTION ABEILLES.

V. POPOV : Sur les rassemblements de sommeil de *Amegillus quadri-fasciatus*.

C. QUÉNU : Sur le cycle biologique de *Halictus marginatus* (Brullé).

14 heures : **Séance de travail des sections.** — SECTION FOURMIS. —
Président : A. RAIGNIER. — *Secrétaire* : M^{me} BAZIRE.

N. WEBER : The behavior of the queen as compared with the worker in fungus-growing ants (*Attini*).

R. E. GREGG : Ecological distribution of ants in the Rocky Mountains.

W. KLOFT : Versuch einer Analyse der trophobiotischen Beziehungen von Ameisen zu Aphiden.

G. LE MASNE : Recherches sur les Myrmécophiles. Observations sur le comportement de *Paussus favieri* (Col. Paussidae).

SECTION BOURDONS ET GUÊPES. — *Président* : C. JUCCI. — *Secrétaire* : J. LOUVEAUX.

J. B. FREE : Egg laying workers of Bumblebee colonies.

E. Ph. DELEURANCE : Sur le déterminisme de la régulation oophagique chez les Polistes.

R. GERVET : Sur le mécanisme de la monogynie fonctionnelle chez *Polistes gallicus*.

17 heures : **Séance de clôture.** — Allocution de M. GRASSÉ, Président de l'Union internationale pour l'Étude des Insectes sociaux.

20 heures : **Banquet de clôture.**

Dimanche 14 juillet.

7 h. 30 : Départ de l'excursion en autocar dans le Sud-Ouest de la France : Paris, Tours, La Rochelle, Les Eyzies, Limoges, Paris (retour le vendredi 19 à 18 heures).

9 heures : Départ de l'excursion en chemin de fer et autocar à Avignon-Montfavet (réunion du groupe de travail « Analyse pollinique » de la Commission de Botanique apicole de l'U. I. S. B. et excursion à travers la Provence ; retour le mercredi 17 juillet).

COMPTE RENDU DE L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DU 12 JUILLET

Ordre du jour :

- *Rapports de gestion* : Rapport du Secrétaire. — Rapport financier.
- *Propositions du Comité directeur* : Élection du nouveau Bureau.
- Prochain Congrès. — Publication des comptes rendus du Congrès.

RAPPORTS DE GESTION.

Rapport du Secrétaire. — Depuis la dernière Assemblée générale (Würzburg, avril 1955), l'Union a continué sa progression. Actuellement, nous comptons près de 400 membres (personnes physiques ou personnes morales). La section britannique s'est consolidée et elle tient des assises régulières ; elle a délégué un représentant officiel au Congrès : M. le Dr HARRIS. Dernière constituée dans le cadre de l'Union, la section soviétique a pu naître grâce aux efforts de M. le professeur STEINBERG et de M. le professeur POPOV, présents tous deux à ce Congrès ; elle comprend actuellement 17 membres. Le professeur NOVÁK, empêché en dernière minute de venir au Congrès, tente de constituer une section tchécoslovaque. Les Drs Jan et Janina DOBZANSKI et DOBZANSKA ont promis d'agir de même en Pologne. Les sections allemande, japonaise, nord-américaine sont particulièrement actives et fournissent toujours de nouveaux efforts.

Si l'établissement d'une vie administrative plus régulière favorise la rentrée des cotisations internationales, par contre il est nécessaire de faire un effort plus considérable en ce qui concerne le bulletin *Insectes sociaux*. Il est particulièrement souhaitable de recruter de nouveaux abonnés. Il serait souhaitable aussi de voir tous ceux qui désirent écrire dans le bul-

letin s'y abonner. L'effort du secrétariat, ces dernières années, a tendu à assurer une parution plus régulière de : *Insectes sociaux*. En 1956, cette régularité n'a pas été parfaite, mais le Secrétaire est heureux d'annoncer que le numéro 3 de l'année 1957 est actuellement imprimé et en voie de distribution. Le numéro 4 est prêt à être tiré et il sortira de l'imprimerie en octobre. Le numéro 1 du tome 5 est déjà en composition et il doit paraître en début du mois de janvier. Malgré tous les efforts, le déficit annuel du bulletin reste important. Il est actuellement compensé par une subvention du C. N. R. S., mais il est nécessaire d'obtenir environ 600 abonnés pour vivre normalement (nous dépassons de peu le nombre de 300 !).

Rapport financier. — L'Assemblée générale approuve à mains levées le rapport financier présenté par M^{lle} CLÉMENT, qui laisse apparaître une gestion saine des finances de l'Union.

PROPOSITIONS DU COMITÉ DIRECTEUR.

Élection du nouveau Bureau. — M. RICHARD présente les résultats des votes qui ont eu lieu la veille lors de la réunion du Comité directeur, après une discussion générale.

Premier vote : Pays à qui doit revenir la Direction internationale :

— Présents : 10.

— Votants : 10.

— France : 8.

— Bulletins blancs : 2.

La France doit donc continuer d'assurer la Direction de l'Union.

Deuxième vote : Désignation du Président et du Secrétaire général :

— Présents : 10.

— Votants : 10.

— *Président* : M. GRASSÉ : 8.

— Bulletins blancs : 2.

— *Secrétaire* : M. RICHARD : 9.

— Bulletin blanc : 1.

M. GRASSÉ est élu Président de l'Union internationale.

M. RICHARD est élu Secrétaire général.

M. GRASSÉ propose aux suffrages du Comité directeur, dans ces conditions, le renouvellement de M^{lle} CLÉMENT comme Trésorière générale de l'Union. Cette proposition est acceptée à l'unanimité.

M. GRASSÉ explique à l'Assemblée le désir qu'avait le Bureau sortant d'être remplacé pour favoriser l'essor de l'Union sous une autre forme. M. GÖSSWALD souligne que, l'Union étant encore en plein développement, il faut laisser en place ceux qui ont entrepris de l'édifier. Il remercie

M. GRASSÉ pour la part que celui-ci a prise dans la fondation de l'Union et il souligne la nécessité dans laquelle se trouvent toutes les sections nationales de soutenir l'effort de la France. M. GÖSSWALD propose un simple vote par acclamations.

M. GRASSÉ remercie M. GÖSSWALD, mais insiste sur la nécessité de voter à bulletins secrets, seul vote statutaire. Il souligne que M. GÖSSWALD avait été le promoteur de l'Union lors du Congrès d'Amsterdam.

L'Assemblée passe au vote : approbation des propositions du Comité directeur en ce qui concerne la composition du nouveau Bureau international :

- Présents : 57.
- Votants : 49.
- Oui : 45.
- Non : 0.
- Bulletins blancs : 4.

Le Bureau de l'Union internationale pour l'Étude des Insectes sociaux pour la période 1957-1961 est ainsi composé :

Président : M. GRASSÉ.

Secrétaire : M. RICHARD.

Trésorière : M^{lle} CLÉMENT.

M. GRASSÉ remercie les Congressistes et toutes les sections nationales pour leur amabilité envers la France et envers les membres du Bureau.

Prochain Congrès. — L'Assemblée adopte à l'unanimité les propositions du Comité directeur : le prochain Congrès se tiendra en 1961 soit aux États-Unis, soit en Italie. Ces propositions sont renvoyées devant les sections nationales qui aviseront le Bureau international.

Publication des comptes rendus du Congrès. — M. GRASSÉ annonce que les comptes rendus seront très probablement publiés dans un volume supplémentaire du bulletin *Insectes sociaux* qui paraîtra dès que possible et qui sera distribué gratuitement à tous les membres participants du Congrès.

M. EMERSON propose de supprimer certaines parties des discussions, mais M. GRASSÉ tient à publier l'intégralité.

M. RICHARD demande que les textes des discussions lui soient remis avant la fin du Congrès. Il précise que les textes des communications devront lui parvenir avant le 1^{er} septembre, délai de rigueur ; ils devront être dactylographiés et pourront comporter des dessins au trait et quelques photographies comme illustration. M. RICHARD insiste pour que la bibliographie soit présentée selon les règles en vigueur dans le Bulletin.

La séance est levée à 12 h. 30.

MODIFICATIONS A LA LISTE ALPHABÉTIQUE
DES MEMBRES DE L'UNION
parue dans le n° 1 Tome IV

WEBER. — Interest : **Formicoidea**.

WHELDEN (R. M.). — *New address : New Durham, New Hampshire, U. S. A.*

BOVEN (J. K. A. VAN). — *Nouvelle adresse : chargé de cours extraordinaire à l'Université de Louvain, Institut Zoologique, 71, rue de Namur, Louvain (Belgique, F).*

Published in France.

Le Gérant : GEORGES MASSON.

Dépôt légal 1957 - 4^e trimestre - N° d'ordre : 2623 - MASSON et C^{ie}, éditeurs, Paris.

Imprimé par l'Imp. CRÉTÉ Paris, Corbeil-Essonnes.
Dépôt légal 1957 - 4^e trimestre - N° d'ordre : 8032.

TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS

AYRE (GORDON L.). — Ecological notes on <i>Formica subnitens</i> Creighton (Hymenoptera : Formicidæ) (1)	173
BIER (KARLHEINZ). — Voir <i>Gösswald (Karl)</i> .	
BRIAN (M. V.). — The growth and development of colonies of the ant <i>Myrmica</i>	177
BRIAN (M. V.). — Serial organization of brood in <i>Myrmica</i>	191
BUTLER (C. G.). — The process of queen supersedure in colonies of Honeybees (<i>Apis mellifera</i> Linn.)	211
DARCHEN (ROGER). — La reine d' <i>Apis mellifica</i> , les ouvrières pondeuses et les constructions cirières	321
DÉLYE (GÉRARD). — Observations sur la Fourmi saharienne <i>Cataglyphis bombycina</i> Rog	77
EISNER (T.). — Voir <i>Wilson (O.)</i> .	
FUKUSHIMA (KUNI'ICHI). — Voir <i>Sakagami (Shoichi F.)</i> .	
FYG (W. von). — Ueber die Phänokopierung einer erblich bedingten Missbildung der Honigbiene (<i>Apis mellifica</i> L.)	327
GLÖCKNER (WOLFGANG E. von). — Ueber Schnürversuche an formiciden während der Metamorphose	83
GÖSSWALD (KARL von) und BIER (KARLHEINZ). — Untersuchungen zur Kasten-determination in der Gattung <i>Formica</i> . — 5. Der Einfluss der Temperatur auf die Eiablage und Geschlechtsbestimmung	335
HAMMANN (ELEONORE von). — Wer hat die Initiative bei den Ausflügen der Jungkönigin, die Königin oder die Arbeitsbienen ?	91
MAURIZIO (A. von). — Zuckerabbau unter der Einwirkung der invertierenden Fermente in Pharynxdrüsen und Mitteldarm der Honigbiene (<i>Apis mellifica</i> L.) — 1. Sommerbienen der Krainer-und Nigra-Rasse	225
MEDLER (J. T.). — Bumblebee ecology in relation to the pollination of alfalfa and red clover	245
MILLER (C. D. F.). — Taxonomic status of <i>Formica subnitens</i> Creighton and <i>F. integroides</i> Emery, with a description of the sexuals of <i>F. subnitens</i> (Hymenoptera : Formicidæ)	253
POHL (LOTHAR von). — Vergleichende anatomisch-histologische Untersuchungen an <i>Lepisma saccharina</i> Linné und der Myrmecophilen <i>Atelura formicaria</i> Heyden (Beitrag zur Myrmecophilie, erster Abschnitt)	349
RICHARD (GASTON). — L'ontogenèse des organes chordotonaux antennaires de <i>Calotermes flavicollis</i> (Fab.)	107
SAKAGAMI (SHOICHI F.) and FUKUSHIMA (KUNI'ICHI). — <i>Vespa dybowskii</i> André as a facultative temporary social parasite	1
SANDS (W. A., M. Sc.). — The soldier mandibles of the Nasutitermitinæ (Isoptera, Termitidæ)	13

SCHNEIRLA (T. C.). — A comparison of species and genera in the ant subfamily Dorylinæ with respect to functional pattern	259
SOULIÉ (J.). — Quelques notes sur l'hibernation chez la Fourmi <i>Cremastogaster scutellaris</i> Ol. et chez une espèce voisine, <i>Cremastogaster Auberti</i> (Hymenoptera-Formicoidea)	365
STECHE (WOLFGANG). — Beiträge zur Analyse der Bienentänze (Teil I)	305
TALBOT (MARY). — Populations of ants in a Missouri Woodland	375
TRABERT (CHR.). — Über sekundäre Geschlechtsmerkmale bei einigen Ameisenlarven	299
VERRON (H.). — Interattraction olfactive chez <i>Calotermes flavicollis</i> . — 1. Pouvoir attractif des larves à l'égard des différentes castes	25
VUILLAUME (MAURICE). — L'importance de l'approvisionnement en eau dans la ruche	31
VUILLAUME (MAURICE). — Contribution à la psychophysiologie de l'élevage des Reines chez les Abeilles	113
VUILLAUME (M.). — La forme des cellules royales chez les abeilles	385
WALOFF (N.). — The effect of the number of queens of the ant <i>Lasius flavus</i> (Fab.) (Hym., Formicidæ) on their survival and on the rate of development of the first brood	391
WEAVER (NEVIN). — The foraging behavior of honeybees on hairy vetch. — 2. The foraging area and foraging speed	43
WILSON (E. O.) and EISNER (T.). — Quantitative studies of liquid food transmission in ants	157

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS LE TOME IV-1957

Numéro I

<i>Vespa Dybowkii</i> André as a facultative temporary social parasite, by Shoichi F. SAKAGAMI & Kuni'ichi FUKUSHIMA	1
The soldier mandibles of the nasutitermitinæ (Isoptera, Termitidæ), by W. A. SANDS, M. Sc	13
Interattraction olfactive chez <i>Calotermes Flavicollis</i> . 1. Pourvoir attractif des larves à l'égard des différentes castes, par H. VERRON	25
L'importance de l'approvisionnement en eau dans la ruche, par Maurice VUILLAUME	31
The foraging behavior of honeybees on hairy vetch. II. The foraging area and foraging speed, by Nevin WEAVER	43

Numéro II

Observations sur la Fourmi saharienne <i>Cataglyphis bombycina</i> Rog, par GÉRARD DÉLYE	77
Über schnürversuche an formiciden während der Metamorphose, von WOLFGANG E. GLÖCKNER	83
Wer hat die Initiative bei den Ausflügen der Jungkönigin, die Königin oder die Arbeitsbienen? von ELEONORE HAMMANN	91
L'ontogenèse des organes chordotonaux antennaires de <i>Calotermes flavicollis</i> (Fab.), par GASTON RICHARD	107
Contribution à la psychophysiologie de l'élevage des Reines chez les Abeilles, par MAURICE VUILLAUME	113
Quantitative studies of liquid food transmission in ants, by E. O. WILSON and T. EISNER	157

Numéro III

Ecological notes on <i>Formica subnitens</i> Creighton (Hymenoptera : Formicidæ), by Gordon L. AYRE	173
The growth and development of colonies of the ant <i>Myrmica</i> , by M. V. BRIAN ..	177
Serial organization of brood in <i>Myrmica</i> , by M. V. BRIAN	191
The process of queen supersedure in colonies of honeybees (<i>Apis mellifera</i> Linn.), by C. G. BUTLER	211

Zuckerabbau unter der Einwirkung der invertierenden Fermente in Pharynxdrüsen und mitteldarm der Honigbiene (<i>Apis mellifica</i> L.). 1. Sommerbienen der Krainer- und Nigrarassee, von A. MAURIZIO	225
Bumblebee ecology in relation to the pollination of alfalfa and red clover, by J. T. MEDLER.....	245
Taxonomic status of <i>Formica subnitens</i> Creighton and <i>F. integroides</i> Emery, with a description of the sexuals of <i>F. subnitens</i> (Hymenoptera: Formicidae), by C. D. F. MILLER	253
A comparison of species and genera in the ant subfamily Dorylinae with respect to functional pattern, by T. C. SCHNEIRLA	259
Über sekundäre Geschlechtsmerkmale bei einigen Ameisenlarven, von P. Chr. TRABERT	299
Beiträge zur Analyse der Bientänze (Teil I), von Wolfgang STECHE	305

Numéro IV

La reine d' <i>Apis mellifica</i> , les ouvrières pondeuses et les constructions cirières, par Roger DARCHEN	321
Über die Phänokopierung einer erblich bedingten Missbildung der Honigbiene (<i>Apis mellifica</i> L.), von W. FYG	327
Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung <i>Formica</i> . 5. Der Einfluss der Temperatur auf die Eiablage und Geschlechtsbestimmung, von Karl Gösswald und Karlheinz BIER	335
Vergleichende anatomisch-histologische Untersuchungen an <i>Lepisma saccharina</i> Linné und der Myrmecophilen <i>Atelura formicaria</i> Heyden (Beitrag zur Myrmecophilie, erster Abschnitt), von Lothar POHL	349
Quelques notes sur l'hibernation chez la Fourmi <i>Cremastogaster scutellaris</i> Ol. et chez une espèce voisine <i>Cremastogaster Auberti</i> (Hymenoptera-Formicoidea), par J. SOULIÉ	365
Populations of ants in a Missouri Woodland, by Mary TALBOT	375
La forme des cellules royales chez les abeilles, par M. VUILLAUME	385
The effect of the number of queens of the ant <i>Lasius flavus</i> (Fab.) (Hym., Formicidae) on their survival and on the rate of development of the first brood, by N. WALOFF	391

NOTES POUR LES AUTEURS

- 1° *Insectes sociaux* publie des mémoires originaux, des notes ou des revues concernant les problèmes relatifs aux insectes sociaux.
 - 2° Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirés à part.
 - 3° Les manuscrits doivent être adressés à l'un des membres du Comité de rédaction.
 - 4° Les textes remis pour l'impression doivent être dactylographiés. Leur forme sera considérée comme définitive, et leur étendue ne pourra pas dépasser 20 pages (28 lignes de 67 caractères par page) dactylographiées, illustration comprise.
 - 5° Le secrétaire se réserve le droit de demander la suppression des figures dont le nombre serait jugé excessif. Les figures au trait sont à la charge de la revue. Les planches, les photographies sont à la charge des auteurs, à l'exception de celles que le secrétaire jugerait pouvoir prendre au compte de la revue. Les documents doivent être fournis prêts à cliquer.
 - 6° Les légendes des figures doivent être indépendantes des documents d'illustration.
 - 7° Chaque article doit être accompagné d'un sommaire qui en résume les points essentiels. Il sera joint une traduction de ce sommaire en deux autres langues.
 - 8° La disposition de la bibliographie doit être conforme aux règles suivantes de présentation : Date. Nom (prénom). — Titre de l'article (titre du périodique. Année. Numéro du tome, pages de début et de fin de l'article).
 - 9° Les épreuves sont adressées aux auteurs pour correction. Elles doivent être retournées SANS DÉLAI au secrétaire : G. Richard, Laboratoire de Biologie Animale, Faculté des Sciences, Rennes (France).
-

ÉDITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

PUBLICATIONS PÉRIODIQUES

LE BULLETIN SIGNALÉTIQUE. — Le Centre de Documentation du C. N. R. S. publie un « Bulletin Signalétique » dans lequel sont signalés par de courts extraits classés par matières tous les travaux scientifiques, techniques et philosophiques publiés dans le monde entier.

2° *partie* (biologie, physiologie, zoologie, agriculture).

France : 6 500 francs. Étranger : 7 500 francs.

Tirage à part, 2° *partie*, Section XI (biologie animale, génétique, biologie végétale).

France : 3 650 francs. Étranger : 4 050 francs.

Abonnement au Centre de Documentation du C. N. R. S., 16, rue Pierre-Curie, Paris (V°)
C. C. P. Paris 9131-62. Tél. : DANton 87-20.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE. — Revue trimestrielle publiée sous les auspices du « Comité des Archives de Zoologie expérimentale et générale ».

Prix de l'abonnement : France : 4 500 francs. Étranger : 5 000 francs.

Vente : Presses de la Cité, 116, rue du Bac, Paris (VI°).

JOURNAL DES RECHERCHES DU C. N. R. S. — Publication trimestrielle.

Abonnement annuel : France : 1 200 francs. Étranger : 1 500 francs.

Vente : Laboratoires de Bellevue, 1, place Aristide-Briand, Bellevue.

M
C
& **ie**